MBL/WHOI
0 0301 0018963 5

Edwin G. Gardiner

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN UND DER HÖHEREN THIERE.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLL, MASS.

S 91.334
K 83
2
2

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

UND

DER HÖHEREN THIERE.

VON

ALBERT KÖLLIKER,

PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT WÜRZBURG.

ZWEITE GANZ UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 606 FIGUREN IN HOLZSCHNITT

UND EINEM SACHREGISTER.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1879.

G496 (21)
1

Das Recht der Uebersetzung in fremde Sprachen behalten sich Verfasser und Verleger vor.

3339

Vorwort.

Als ich im Jahre 1861 meine Vorlesungen über Entwicklungsgeschichte veröffentlichte, war mein Hauptbestreben, meinen Zuhörern einen kurzen Leitfaden an die Hand zu geben und erklärt es sich so, dass das Buch in seiner äussern Form ein eigenthümliches Gepräge trug und auch in seinem Inhalte einem guten Theile nach auf fremden Untersuchungen fusste. Vor Allem gilt letzteres von dem ersten Abschnitte, der Lehre von der Entwicklung der Leibesform, denn wenn ich auch die ersten naturgetreuen Bilder von Querschnitten von Hühnerembryonen zu geben in der Lage war und im Gebiete der wirbellosen Thiere (Insecten, Cephalopoden, Entozoen) und in der Gewebeentwicklung Manches bearbeitet hatte, so mangelten mir doch damals zusammenhängende Erfahrungen über die erste Entwicklung der Wirbelthiere. Selbständiger war die Entwicklung der Organe durchgeführt und glaube ich schon damals durch eine Reihe Studien an menschlichen Embryonen und über gewisse Organe (Auge, Ohr, Rückenmark, Geruchsorgan u. a.) fühlbare Lücken ausgefüllt zu haben; doch fehlte auch da Manches und mangelten vor Allem zusammenhängende Beobachtungsreihen. Alles in Allem konnte ich meine Arbeit doch nur als eine sehr unvollkommene ansehen und war schon lange der Wunsch in mir rege, etwas Vollständigeres an deren Stelle zu setzen, welcher nun, wie ich hoffe, eine gewisse Erfüllung gefunden hat.

Diese zweite Auflage ist nämlich in allen Theilen die Frucht eigener Untersuchungen und ein ganz neues Werk. Nicht nur ist die erste Entwicklung des Hühnchens ganz von mir durchgearbeitet

worden, sondern ich habe auch für die Säugethiere dasselbe zu leisten versucht, namentlich dadurch, dass ich für diese Thiere mit Hensen zuerst die Untersuchung von Schnitten der jüngsten Stufen einführte. In letzterer Beziehung erlaube ich mir einige persönliche Bemerkungen. Als ich mit den Vorbereitungen für diese neue Auflage bereits beschäftigt im Frühjahre 1875 meinen früheren Schüler und Freund Hensen in Kiel besuchte, zeigte mir derselbe eine bedeutende Anzahl Zeichnungen zur Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens und bot mir dieselben zur freien Benützung an, indem er sagte, er werde nicht mehr dazu gelangen, dieselben zu bearbeiten. In der ersten Ueberraschung über dieses aussergewöhnlich freundliche Entgegenkommen nahm ich das Anerbieten an und gab mir Hensen damals eine Anzahl seiner Zeichnungen über Kaninchenembryonen nach Würzburg mit. Bei genauerer Ueberlegung ergab sich jedoch, dass ich ohne eigene Untersuchungen mit den Zeichnungen allein, selbst mit Zuhülfenahme von schriftlichen Erläuterungen, die Hensen mir ebenfalls angeboten hatte, nichts Entsprechendes würde leisten können und so gelangte ich dazu, die Entwicklung des Kaninchens selbst zu untersuchen. Einmal so weit war es wohl sehr natürlich, dass ich Hensen dringend aufforderte, seine Untersuchungen selbst und vor den meinen zu veröffentlichen, was dann auch zum grossen Nutzen der Wissenschaft geschah. Ich selbst aber verdanke Hensen die Anregung zur Untersuchung der Säugethiere und fussen meine Arbeiten auf den seinen.

In der zweiten Abtheilung dieser Auflage ging mein Hauptaugenmerk auf die auch in der Entwicklung der Organe bisher noch wenig bekannten Säugethiere und musste daher der menschliche Embryo etwas in den Hintergrund treten, weil nur bei den ersteren die Anfangsstadien aller Organe erreichbar waren. Aber auch dem Hühnerembryo und den niederen Wirbelthieren konnte ich hier nicht die Beachtung schenken, die sie verdienen, da es nicht in meinem Plane lag, eine vergleichende Entwicklungsgeschichte zu schreiben, obschon ich eine solche schon vor Jahren (Zweiter Bericht von der zootomischen Anstalt in Würzburg 1849 als Endziel der embryologischen Bestrebungen hingestellt hatte.

Die lange Verzögerung des Erscheinens dieser zweiten Abtheilung wurde durch Familienverhältnisse herbeigeführt, die abzuwenden ausser meiner Macht lag. Als Folge derselben hat sich leider ergeben, dass beide Theile nicht in gleicher Weise der Ausdruck unseres gegenwärtigen Wissens sind, denn wenn ich auch diesem Uebelstande durch Beifügung von Nachträgen zur ersten Hälfte abzuhelfen versuchte, so war es doch unmöglich, alles wichtige Neue in wünschenswerther Ausführlichkeit zu besprechen.

Meinen allgemeinen Standpunkt mit Bezug auf die Grundfragen der Entwicklungsgeschichte habe ich im letzten § der ersten Abtheilung dargelegt und finde ich keine Veranlassung, etwas Wesentliches an dem dort Dargelegten zu ändern. Das Hauptgewicht lege ich darauf, dass die Entwicklung aller Einzelwesen aus sich zu begreifen und gesetzmässig abzuleiten ist und dass die Stammesgeschichte erst dann eine Erklärung für die Ontogonie abgeben kann, wenn sie selbst einmal begriffen und erkannt sein wird.

Zum Schlusse habe ich noch meinem alten Freunde W. Engelmann und seinem trefflichen Sohne Rudolf für die grossen Opfer und Mühen, die sie diesem Unternehmen gebracht, meinen besten Dank zu sagen. Ebenso bin ich Herrn Rabus, der nach dem unglücklichen Erblinden meines früheren Zeichners Herrn Lochow fast alle Holzzeichnungen für diese 2. Auflage anfertigte, für das grosse Verständniss und Geschick, mit dem er seiner Aufgabe sich unterzog, sehr verbunden, und endlich möchte ich auch meinem Präparator am Institute für Embryologie, vergl. Anatomie und Mikroskopie, Herrn P. Hoffmann, hier öffentlich meinen Dank aussprechen, ohne dessen Mithülfe im Anfertigen von Schnitten von Embryonen es mir, bei der grossen Menge von Berufsgeschäften, die auf mir lasten, nicht möglich gewesen wäre, das Werk in der gegebenen Zeit zu Ende zu bringen.

V. Hardtmuth'sche Jagdhütte Bruckberg
in Oberösterreich am 3. Oct. 1878.

A. Koelliker.

Inhalts-Verzeichniss.

Einleitung.

Seite

§ 1. Begriff der Entwicklungsgeschichte. Eintheilung derselben. Ontogonie, Zoogonie. Methode der Forschung 1

§ 2. Geschichte der Embryologie bis auf C. Fr. Wolff 7

§ 3. Von Wolff bis Schwann 11

§ 4. Von Schwann bis auf unsere Tage 18

Erster Hauptabschnitt.

Von der Entwicklung der Leibesform und den Eihüllen.

§ 5. Einleitende Bemerkungen 41

§ 6. Von dem unbefruchteten Eie 41

§ 7. Erste Entwicklungsvorgänge im befruchteten Eie. Totale Furchung 52

§ 8. Partielle Furchung. Furchung des Vogeleies 59

§ 9. Erste Entwicklung des Hühnerembryo. Bildung der Keimblätter 83

§ 10. Von der ersten Erscheinung der Embryonalanlage bis zum Auftreten der ersten Urwirbel 106

§ 11. Verhalten früher Embryonalanlagen auf Querschnitten 117

§ 12. Von der Bedeutung des Primitivstreifens für die Entwicklung des Embryo 134

§ 13. Weitere Umbildungen des Hühnerembryo bis zum Auftreten der Leibeskrümmungen 138

§ 14. Untersuchung der im vorigen § betrachteten Embryonen auf Schnitten 145

§ 15. Verhalten des Blastoderma bei den im § 13 geschilderten Embryonen. Bildung der ersten Gefässe 158

§ 16. Ausbildung der Leibesform von dem Eintreten der Krümmungen an, Amnion, allgemeine Kappe, Allantois, Urnieren 180

Seite

§ 17. Krümmungen des Leibes. Mund. After. Kiemenbogen und -spalten. höhere Sinnesorgane, Extremitäten 202
§ 18. Innere Ausbildung des Hühnerembryo 212
§ 19. Erste Entwicklung des Säugethiereies nach der Furchung, Bildung der Keimblase und des Fruchthofes 221
§ 20. Erstes Auftreten des Säugethierembryo auf dem Fruchthofe . . . 234
§ 21. Flächenbilder älterer Embryonen, Verwachsung der beiden Herzanlagen, Verschluss der Leibeshöhle, frühe Zustände von Amnion und Allantois 244
§ 22. Letzte Ausbildung der äusseren Leibesform des Kaninchens. Eihüllen 252
§ 23. Innere Gestaltungen beim Kaninchenembryo, Keimblätter, Primitivorgane 267
§ 24. Spätere Gestaltungen der Embryonen im innern Baue, Urniere, Allantois. Herz, höhere Sinnesorgane 279
§ 25. Erste Entwicklung des Menschen 303
§ 26. Eihüllen des Menschen im Allgemeinen, Chorion, Amnion, Vesicula umbilicalis, Vera, Reflexa 319
§ 27. Placenta, Nabelstrang 331
§ 28. Entwicklung der menschlichen Eihüllen 364
§ 29. Allgemeine Betrachtungen 377

Zweiter Hauptabschnitt.

Von der Entwicklung der Organe und Systeme.

I. Entwicklung des Knochensystems.

§ 30. Wirbelsäule. Rippen. Brustbein 401
§ 31. Entwicklung des Schädels, häutiges und knorpeliges Primordialcranium. Chorda im Schädel 426
§ 32. Verknöcherung des Schädels 449
§ 33. Entwicklung des Visceralskelettes des Kopfes 465
§ 34. Entwicklung des Skelettes der Glieder 487
Literatur 501

II. Entwicklung des Nervensystems.

§ 35. Erste Entwicklung des Gehirns, Hirnblasen, Krümmungen des Gehirns 502
§ 36. Weitere Umbildungen der Hirnblasen, Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn 512
§ 37. Hinterhirn 537

Seite
§ 38. Letzte Ausbildung des Cerebrum, Fornix, Corpus callosum, Windungen 550
§ 39. Histologische Entwicklung des Gehirns, Hirnfaserung, Hirnhäute . . 568
§ 40. Rückenmark 584
§ 41. Peripherisches Nervensystem 600
Literatur 622

III. Entwicklung der Sinnesorgane.

A. Auge . . . . . 623—704
§ 42. Erste Entwicklung des Auges, Anlage seiner Haupttheile 623
§ 43. Bildung der Linse 631
§ 44. Glaskörper, Gefässe von Glaskörper und Linse 641
§ 45. Entwicklung der Faserhaut und Gefässhaut des Auges 666
§ 46. Entwicklung der Netzhaut 682
§ 47. Nebenorgane des Auges 696
Literatur 703
B. Gehörorgan . . . . . 704—755
§ 48. Allgemeines. Primitives Gehörbläschen und erste Umwandlungen desselben 704
§ 49. Spätere Ausbildung des Labyrinthes 724
§ 50. Entwicklung des mittlern und äussern Ohres 746
Literatur 755
C. Geruchsorgan . . . . . 756—768
Literatur 768

IV. Entwicklung der äussern Haut.

§ 51. Allgemeines. Oberhaut, Lederhaut 768
§ 52. Entwicklung der Nägel und Haare 777
§ 53. Entwicklung der Drüsen der Haut 793
Literatur 802

V. Entwicklung des Muskelsystems.

§ 54. 803
Literatur 809

VI. Entwicklung des Darmsystems.

A. Entwicklung des Darmcanales.

§ 55. Anfangsdarm, Zähne, Speicheldrüsen 810
§ 56. Mitteldarm und Enddarm 832

Seite

B. Entwicklung der grösseren Darmdrüsen.

§ 57. Lungen, Thyreoidea, Thymus 857
§ 58. Leber, Pancreas, Milz 882
Literatur 899

VII. Entwicklung des Gefässsystems.

§ 59. Entwicklung des Herzens 900
§ 60. Entwicklung der Gefässe 915
Literatur 938

VIII. Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane.

§ 61. Harnorgane 938
§ 62. Geschlechtsorgane im Allgemeinen. Geschlechtsdrüsen 955
§ 63. Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen.
Aeussere Geschlechtsorgane 977
Literatur 1002

Zusätze und Berichtigungen 1004
Sachregister 1019

Nachweis über die Holzschnitte.

Fig. 1. Ovulum des Menschen aus einem mittelgrossen Follikel 250mal vergrössert.

Fig. 2. Schematischer Durchschnitt durch einen reifen Hühnerdotter.

Fig. 3. Senkrechter Schnitt durch den Bildungsdotter eines reifen Eierstockseies. Vergr. 30 mal.

Fig. 4. Mittlerer Theil des Bildungsdotters mit dem Keimbläschen eines reifen Eierstockseies des Huhnes etwa 60mal vergrössert.

Fig. 5—8. Eier des Hundes aus dem Eileiter, umgeben von der *Zona pellucida* oder Dotterhaut, auf welcher bei allen Eiern Samenfäden haften. Nach Bischoff.

Fig. 5. Ei mit zwei Furchungskugeln und zwei hellen Körperchen neben denselben. Die *Zona* ist noch von den Zellen der *Membrana granulosa* umgeben.

Fig. 6. Ei mit vier Furchungskugeln und einem hellen Korn innerhalb der *Zona*.

Fig. 7. Ei mit 8 Kugeln.

Fig. 8. Ei mit zahlreichen kleineren Kugeln.

Fig. 9. Drei Eier von *Ascaris nigrovenosa*, 1. aus dem zweiten, 2. aus dem dritten und 3. aus dem fünften Stadium der Furchung mit 2, 4 und 16 Furchungskugeln.

Fig. 10. Keimstellen der Eier von *Sepia officinalis* während der Furchungen in 40maliger Vergrösserung.

Fig. 11. Keimstellen von sich furchenden Sepiaeiern 40mal vergrössert.

Fig. 12. Keimstellen von sich furchenden Sepiaeiern 40mal vergrössert.

Fig. 13. Ein Hühnerei etwa 24 Stunden bebrütet, doch so, dass die Schale und die Schalenhaut nur im Durchschnitte erscheinen. Nach v. Baer.

Fig. 14. Blastoderma eines gelegten befruchteten Eies des Huhnes. Vergr. circa 37 mal.

Fig. 15. Sechs Furchungsstadien der Keimschicht des Hühnereies nach Coste.

Fig. 16. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem untersten Ende des Eileiters mit der ersten Furche. Vergr. 14 mal.

Fig. 17. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 4 Segmenten. Vergr. 17 mal.

Fig. 18. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 11 Segmenten und 10 Kugeln. Etwas über 16mal vergrössert.

Fig. 19. Die Keimscheibe der Fig. 18 senkrecht durchschnitten. Vergr. 30mal.

Fig. 20. Keimscheibe eines Hühnereies mit 9 Kugeln und 16 Segmenten, etwa 16mal vergrössert.

Fig. 21. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Segmenten und Kugeln. Vergr. 22 mal.

Fig. 22. Senkrechter Schnitt durch die Furchungsstelle eines Hühnereies aus dem Uterus. Vergr. 30 mal.

Fig. 23. Querschnitt durch den äusseren Theil des Keimwulstes (Keimwall, His mit Inbegriff des Randes der Keimhaut eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies, 350 mal vergrössert.

Fig. 24. Keimhaut eines befruchteten unbebrüteten Hühnereies von 4,5 mm Durchmesser aus dem heissen Sommer 1874 mit auffallender Entwicklung. 33 mal vergrössert.

Fig. 25. Ein Theil der Fig. 24 120 mal vergrössert.

Fig. 26. *Area pellucida* und Primitivstreifen von einem 30 Stunden bebrüteten Hühnerei. Vergr. 24 mal.

Fig. 27. Ein Hühnerei etwa 24 Stunden bebrütet, doch so, dass die Schale und die Schalenhaut nur im Durchschnitt erscheinen. Nach v. Baer.

Fig. 28. Querschnitt durch den Primitivstreifen und die Keimhaut eines 22 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. 39 mal.

Fig. 29. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Hühnereies etwa 20 mal vergrössert.

Fig. 30. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Embryonalanlage aus einem Blastoderma von 22 Stunden von demselben Embryo, von dem auch die Fig. 28 stammt.

Fig. 31. Primitivstreifen eines Hühnereies, das 4 Tage bei 30° Celsius bebrütet worden war. Vergr. 150 mal.

Fig. 32. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines 2 Tage bei 26° C. bebrüteten Hühnereies, 147 mal vergrössert.

Fig. 33. Querschnitt durch einen Theil des Blastoderma eines 4 Tage bei 30° C. bebrüteten Hühnereies, 78 mal vergrössert.

Fig. 34. Querschnitt durch den Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 14 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 66 mal.

Fig. 35. Querschnitt durch den Primitivstreifen und die eine Hälfte des Blastoderma eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. circa 33 mal.

Fig. 36. *Area pellucida* und Primitivstreifen von einem 30 Stunden bebrüteten Eie. Vergr. 24 mal.

Fig. 37. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Hühnerembryo am Ende des ersten Tages. Vergr. 17 mal.

Fig. 38. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Hühnereies, etwa 20 mal vergrössert.

Fig. 39. *Area pellucida* und Embryonalanlage mit 3—4 Urwirbeln eines Hühnerembryo am Anfange des 2. Tages (30 Stunden). 20 mal vergrössert.

Fig. 40. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Hühnereies etwa 20 mal vergrössert.

Fig. 41. *Area pellucida* und Anlage eines Hühnerembryo mit zwei Urwirbeln vom Anfange des 2. Tages. Vergr. etwa 19 mal.

Fig. 42. Kopf des Embryo der Fig. 41, von der Bauchseite, stärker vergrössert.

Fig. 43. Embryonalanlage von 3 mm Länge eines 36 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 39 mal.

Fig. 44. Embryo von 4,2 mm Länge vom zweiten Brüttage mit der *Area pellucida* und *vasculosa* von der Rückenseite. Etwas über 15 mal vergrössert.

Fig. 45. Vorderer Theil desselben Embryo von der Bauchseite.

Fig. 46. Querschnitt eines Hühnerembryo, bez. Nr. XI, von der 2. Hälfte des 2. Tages aus der Gegend hinter den Urwirbeln, wo die Rückenfurche weit offen ist. Vergr. 83 mal.

Fig. 47. Querschnitt von demselben Hühnerembryo, Nr. XI, wie Fig. 46, etwas weiter vorn. Vergr. 83 mal.

Fig. 48. Querschnitt des Hühnerembryo Nr. XI, von dem die Figg. 46 und 47 stammen, aus der Gegend der Urwirbel. 480 mal vergrössert.

Fig. 49. Querschnitt des Hühnerembryo Nr. XI der Figg. 46, 47 und 48 aus der Gegend des 3. Urwirbels. Vergr. 106 mal.

Fig. 50. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tag und 15 Stunden. Vergr. 61 mal.

Fig. 51. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI, 101mal vergr.

Fig. 52—55. Querschnitte des hinteren Leibesendes des Embryo Nr. XI, 83 mal vergrössert.

Fig. 52. Gegend der offenen Rückenfurche. Chorda von der Medullarplatte nicht gesondert.

Fig. 53. Rückenfurche enger, Medullarplatte, Chorda und mittleres Keimblatt nicht gesondert.

Fig. 54. Uebergang der Rückenfurche in die Primitivrinne.

Fig. 55. Gegend des Primitivstreifens.

Fig. 56. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Embryonalanlage und eines Blastoderma von 22 Stunden von demselben Embryo, von dem auch die Fig. 28 stammt. Vergr. 40 mal.

Fig. 57—63. Querschnitte durch die Embryonalanlage und den Primitivstreifen eines Blastoderma von 22 Stunden (s. Figg. 28 und 56). 118 mal vergrössert.

Fig. 57. Schnitt (Nr. 3) durch den Umschlagsrand des Kopfes mit geschlossenem Vorderdarme oder Pharynx.

Fig. 58. Schnitt (Nr. 5) durch den hinteren Theil des Kopfes mit der Gehirnanlage als tiefer Rinne.

Fig. 59. Schnitt (Nr. 7) in der Gegend, wo die Chorda zuerst auftritt.

Fig. 60. Schnitt (Nr. 12) durch das vorderste Ende der Primitivrinne. Rechte Primitivrinne *Pf'* höher als die linke *Pf''*. Letzte Andeutung der Rückenwülste.

Fig. 61. Schnitt (Nr. 15) durch den vorderen Theil des Primitivstreifens.

Fig. 62. Schnitt (Nr. 21) durch den mittleren Theil des Primitivstreifens.

Fig. 63. Schnitt (Nr. 27) durch den hinteren Theil des Primitivstreifens mit tiefer Rinne.

Fig. 64. Querschnitt durch die drei Keimblätter im Fruchthofe hinter der Embryonalanlage. Von einem Blastoderma vom Ende des ersten Tages mit Primitivstreifen und Rückenfurche (bez. VIII). Vergr. 40 mal.

Fig. 65. Querschnitt durch die Grenzgegend der *Area pellucida* und *opaca* von einem Blastoderma vom Ende des ersten Tages (bez. XO) aus einer Gegend, wo die Rückenfurche weit offen und die Chorda eben in der Differenzirung begriffen war. 350 mal vergrössert.

Fig. 66. Querschnitt durch den Theil des Blastoderma eines 4 Tage bei 36° C. bebrüteten Hühnereies. 78 mal vergrössert.

Fig. 67. Querschnitt durch den Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 14 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 66 mal.

Fig. 68. Querschnitt durch den Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. circa 33 mal.

Fig. 69. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Hühnerembryo vom Ende des ersten Tages. Vergr. 17 mal.

Fig. 70. Embryo des Huhnes vom Ende des 2. Tages von 4,27 mm Länge mit beiden Fruchthöfen, deren Gefässanlagen nicht dargestellt sind, etwas über 15 mal vergrössert.

Fig. 71. Embryo der Fig. 70 von der Bauchseite.

Fig. 72. Vorderer Theil des Embryo der Fig. 70 vom Rücken her. 40 mal vergrössert.

Fig. 73. Hinteres Ende eines Embryo mit 12 Urwirbeln von der Rückenseite. 21mal vergrössert.

Fig. 74. Vorderer Theil eines Embryo von 4,55 mm Länge von unten.

Fig. 75. Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages mit 17 Urwirbeln, der *Area pellucida* und der *Area vasculosa* mit der Randvene, etwa $6^1/_2$ mal vergrössert.

Fig. 76. Das vordere Leibesende des Embryo der Fig. 75 etwa 40 mal vergrössert.

Fig. 77. Querschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryo von 24 Stunden mit Rückenfurche und Primitivstreifen ohne Urwirbel 135 mal vergrössert.

Fig. 78. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (Nr. XXb). Vergr. 100 mal.

Fig. 79. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI (s. Fig. 46) 101 mal vergrössert.

Fig. 80. Kopf des Embryo der Fig. 41 von der Bauchseite stärker vergrössert.

Fig. 81. Querschnitt durch den hinteren Theil des Kopfes eines Hühnerembryo vom 2. Tage (Osmiumpräparat bez. F. 9). Vergr. 113 mal.

Fig. 82. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden. Vergr. 61 mal.

Fig. 83. Querschnitt durch die Herzgegend des Hühnerembryo der Fig. 82 in der Gegend der Einmündung der *Venae omphalo-mesentericae*, etwa 95 mal vergrössert.

Fig. 84. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84 mal.

Fig. 85. Längsschnitt durch den Kopftheil eines 38 Stunden alten Hühnerembryo neben der Mittellinie und z. Th. in derselben. Vergr. 69 mal.

Fig. 86. Querschnitt durch die Gegend hinter den Urwirbeln von einem Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages (bez. m. 38). Vergr. 78 mal.

Fig. 87. Querschnitt durch einen hinteren Urwirbel des Embryo der Fig. 86 (bez. m. 24). Vergr. 78 mal

Fig. 88. Querschnitt durch einen vorderen Urwirbel des Embryo der Figg. 86 und 87 (bez. m. 16). Vergr. 76 mal.

Fig. 89. Querschnitt durch den Endwulst des Embryo der Figg. 86—88. Vergr. 74 mal.

Fig. 90. Querschnitt durch den Endwulst eines Hühnerembryo am Ende des 2. Tages. 71 mal vergrössert.

Fig. 91. Querschnitt durch das hinterste Ende des Embryo der Fig. 87, 88, 89 und 90. Vergr. 75 mal.

Fig. 92. Gefässhof eines Hühnerembryo von 3 Tagen, von der Bauchseite 4 mal vergrössert.

Fig. 93. Querschnitt eines Theiles des Blastoderma der *Area pellucida* eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden. Vergr. 350 mal.

Fig. 94. Gefässanlagen aus der *Area vasculosa* eines 40 Stunden alten Blastoderma des Hühnchens, 26 mal vergrössert.

Fig. 95. Ein Theil der Gefässanlagen der Fig. 94, 150 mal vergrössert.

Fig. 96. Querschnitt durch den Primitivstreifen und die Keimhaut eines 22 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. 39 mal.

Fig. 97. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Embryonalanlage und eines Blastoderma von 22 Stunden von demselben Embryo, von dem auch die Fig. 96 stammt. Vergr. 40 mal.

Fig. 98. Gefässanlagen aus der *Area vasculosa* eines 40 Stunden alten Blastoderma des Hühnchens, 26 mal vergrössert.

Fig. 99. Gefässe der *Area pellucida* von einem Hühnerembryo von 2 Tagen. Vergr. 40 mal.

Fig. 100. Querschnitt durch die Grenzgegend der *Area pellucida* und *opaca* von einem Blastoderma vom Ende des ersten Tages (bez. XO) aus einer Gegend, wo die Rückenfurche weit offen und die Chorda eben in der Differenzirung begriffen war. Chromsäure-Carminpräparat in Canadabalsam, 350 mal vergrössert.

Fig. 101. Ein Stückchen der *Area vasculosa* vom Ende des 2. Tages senkrecht durchschnitten. Vergr. 350 mal.

Fig. 102. Querschnitt durch die Grenzgegend der *Area vasculosa* und *vitellina* von demselben Blastoderma wie Fig. 101. Vergr. 450 mal.

Fig. 103. Querschnitt durch einen Wulst des Entoderma im Dotterhofe von einem Blastoderma von 44 Stunden. Vergr. 350 mal.

Fig. 104. Embryo vom Ende des 2. Tages mit 17 Urwirbeln, der *Area pellucida* und der *Area vasculosa* mit der Randvene, etwa $6^1/_2$mal vergrössert.

Fig. 105. Vorderer Theil eines Embryo von 4,55 mm Länge von unten.

Fig. 106. Querschnitt durch einen Hühnerembryo vom 2. Tage. 90—100 mal vergrössert.

Fig. 107. Querschnitt durch ein hinteres Urwirbelpaar eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages (s. Figg. 86 und 87). Vergr. 135 mal.

Fig. 108. Hälfte eines Querschnitts durch einen Hühnerembryo von 2 Tagen, 90—100 mal vergrössert.

Fig. 109. Querschnitt eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages, 90—100 mal vergrössert.

Fig. 110. Querschnitt durch den Rumpf eines 3tägigen Embryo in der Nabelgegend. Nach Remak.

Fig. 111. Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages mit 17 Urwirbeln, der *Area pellucida* und der *Area vasculosa* mit der Randvene, etwa $6^1/_2$ mal vergrössert.

Fig. 112. Gefässhof eines Hühnerembryo vom 4. Tage, 4 mal vergrössert von der Rückseite.

Fig. 113. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84 mal.

Fig. 114. Ein Hühnerdotter mit dem Embryo und Blastoderma vom 3. Tage im Querschnitte.

Fig. 115. Gefässhof eines Hühnerembryo vom 4. Tage, 4 mal vergrössert von der Rückseite.

Fig. 116. Gefässhof eines Hühnerembryo vom 4. Tage, von der Bauchseite 4 mal vergrössert.

Fig. 117. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Hühnerembryo vom 3. Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40 mal.

Fig. 118. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo vom 3. Tage. 60 mal vergrössert.

Fig. 119. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo vom 3. Tage. Osmiumpräparat, stark geschrumpft. Vergr. 150 mal.

Fig. 120. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Embryo von 2 Tagen und 16 Stunden. Vergr. 33 mal.

Fig. 121. Querschnitt durch die Beckengegend und Allantois eines Hühnerembryo mit eben hervorsprossenden hinteren Extremitäten (vom 5. Tage), etwa 30 mal vergrössert.

Fig. 122. Hinteres Ende eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Tages mit abgelöstem Amnion und getrennter Verbindung des Darmes mit dem Blastoderma. Vergr. 20 mal.

Fig. 123. Querschnitt (Nr. 19 von hinten) eines Hühnerembryo von 2 Tagen und 6 Stunden. Vergr. 282 mal.

Fig. 124. Querschnitt desselben Embryo Nr. 25. Vergr. 283 mal.

Fig. 125. Querschnitt Nr. 41 desselben Embryo, der in den Figg. 123 und 124 dargestellt ist. Vergr. 286 mal.

Fig. 126. Hühnerembryo von 7,41 mm Länge von 2 Tagen und 8 Stunden von der Rückseite. Vergr. $14^1/_2$ mal.

Fig. 127. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25 mal vergr.

Fig. 128. Vorderer Theil eines Embryo von 4,55 mm Länge von unten.

Fig. 129. Querschnitt durch die Anlage des Auges eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages, so dass der Stiel der primären Augenblase sichtbar ist. Vergr. etwa 100 mal.

Fig. 130. Der Schnitt der Fig. 129 in einer Ebene dargestellt, die den Stiel der Augenblase nicht erkennen lässt.

Fig. 131. Flächenschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom 3. Tage. (Osmiumpräparat.) Vergr. 143 mal.

Fig. 132. Das vordere Leibesende des Embryo der Fig. 75, etwa 40 mal vergrössert.

Fig. 133. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben. (Osmiumpräparat.) Vergr. 84 mal.

Fig. 134. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25 mal vergrössert.

Fig. 135. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI, 101 mal vergrössert.

Fig. 136. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage in der Gegend der vorderen Extremitäten, etwa 20 mal vergrössert. Nach Remak.

Fig. 137. Querschnitt durch die Beckengegend und Allantois eines Hühnerembryo mit eben hervorsprossenden hinteren Extremitäten (vom 5. Tage), etwa 30 mal vergrössert.

Fig. 138. Querschnitt durch einen Hühnerembryo vom 2. Tage. Vergr. 90—100 mal.

Fig. 139. Querschnitt durch einen hinteren Urwirbel des Embryo der Fig. 86 (m. 24). Vergr. 78 mal.

Fig. 140. Längsschnitt durch die hinteren Urwirbel eines Hühnerembryo von 1 Tage und 20 Stunden. Vergr. 70 mal.

Fig. 141. Hälfte eines Querschnittes durch einen Hühnerembryo von 2 Tagen. 90—100 mal vergrössert.

Fig. 142. Querschnitt durch einen vorderen Urwirbel des Embryo der Figg. 86 und 87. (Schnitt Nr. 16.) Vergr. 76 mal.

Fig. 143. Querschnitt eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages. 90—100 mal vergrössert.

Fig. 144. Querschnitt durch den hintern Theil des Rumpfes eines Hühnerembryo von 4 Tagen. 90—100 mal vergrössert.

Fig. 145. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage. Vergr. 32 mal.

Fig. 146. Querschnitt durch den Rumpf eines 5 tägigen Hühnerembryo in der Nabelgegend. Nach Remak.

Fig. 147. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage. Vergr. 32 mal.

Fig. 148. Ei eines Kaninchens aus der Tuba 14½ Stunden nach dem Belegen. Vergr. 300 mal. Nach Hensen.

Fig. 149. Kaninchenei aus dem Uterus, von 0,011 Par. Zoll Grösse. Nach Bischoff.

Fig. 150. Ein Ei des Kaninchens aus dem Uterus von 7 Tagen und 3,47 mm Länge, von oben gesehen. Vergr. fast 10 mal.

Fig. 151. Dasselbe Ei in der Seitenansicht dargestellt, mit Weglassung der äusseren Eihaut. Vergr. fast 10 mal.

Fig. 152. Durchschnitt durch den noch runden Embryonalfleck (Fruchthof) eines Kaninchenei von 7 Tagen. Vergr. 80 mal.

Fig. 153. Ein Theil des Embryonalfleckes (Fruchthofes) der Fig. 152, 360 mal vergrössert.

Fig. 154. Ein Theil des doppelblättrigen Abschnittes der Keimblase der Fig. 152, 360 mal vergrössert.

Fig. 155 und 156. Eier des Kaninchens von 7 Tagen ohne äussere Eihaut von der Seite und von der Fläche. Vergr. 10 mal.

Fig. 157. *Area embryonalis* Embryonalfleck eines Kanincheneies von 5 mm von 7 Tagen. Vergr. fast 30 mal.

Fig. 158. Embryonalfleck (Fruchthof) eines Kanincheneies von 8 Tagen. Vergr. etwa 22 mal.

Fig. 159. Querschnitt durch den dickeren Theil der ersten Anlage des Primitivstreifens eines Kanincheneies von 7 Tagen. 105 mal vergr

Fig. 160. Embryonalfleck (Fruchthof) eines Kanincheneies von 8 Tagen. Vergr. etwa 22 mal.

Fig. 161. *Area vasculosa* und Embryonalfleck (Embryonalanlage) eines Kanincheneies von 7 Tagen, 28 mal vergrössert.

Fig. 162. Embryonalfleck oder Embryonalanlage eines Kanincheneies von 8 Tagen und 4 Stunden. 20 mal vergrössert.

Fig. 163. Embryonalanlage eines anderen Eies desselben Kaninchens, von dem die Fig. 162 stammt. Vergr. 20 mal.

Fig. 164. Ein Kaninchenembryo mit einem Theile der *Area pellucida* von 9 Tagen. Vergr. 22 mal.

Fig. 165. *Area opaca* (*vasculosa*) und Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen und 9 Stunden. Vergr. nahezu 18 mal.

Fig. 166. Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 22,7 mal.

Fig. 167. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 21 mal.

Fig. 168. Kopf desselben Embryo von der Bauchseite in Umrissen.

Fig. 169. Kaninchenembryo von 9 Tagen von der Bauchseite, circa 24 mal vergrössert.

Fig. 170. Derselbe Embryo von der Rückseite.

Fig. 171. Embryo des Kaninchens von 9 Tagen und 3 Stunden von der Bauchseite. Vergr. 29 mal.

Fig. 172. Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden von der Bauchseite, 19 mal vergrössert.

Fig. 173. Embryo des Kaninchens von 9 Tagen und 3 Stunden, 25 mal vergrössert.

Fig. 174. Embryo eines Hundes mit vollkommen gebildetem, aber dicht anliegendem Amnion, noch ohne Allantois mit den angrenzenden Theilen des Dottersackes in der Seitenansicht, etwa 10 mal vergrössert. Nach Bischoff.

Fig. 175. Kaninchenembryo von 10 Tagen nach Entfernung des Amnion, der Allantois und der Keimblase, und mit blossgelegtem Herzen, 12 mal vergrössert.

Fig. 176. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 5 mal vergrössert. Nach Bischoff.

Fig. 177. Embryo eines Rindes, 5 mal vergrössert.

Fig. 178. Hundsembryo von unten und rechts gesehen mit nach links geschlagenem Dottersack. Nach Bischoff. Vergr. 5 mal.

Fig. 179. Kopf des Embryo der Fig. 175, halb von der Seite.

Fig. 180. Derselbe Kopf von vorn und unten. Beide 12 mal vergrössert.

Fig. 181. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen, in denen in allen mit Ausnahme der letzten der Embryo im Längsschnitte dargestellt ist.

Fig. 182. Ei des Kaninchens im Längsschnitte. Nach Bischoff.

Fig. 183. Fruchthof eines Kaninchens mit Embryo von der Bauchseite, von 4 Par. Linien Durchmesser mit vollkommen entwickeltem erstem Gefässsystem. Nach Bischoff, etwas verkleinert.

Fig. 184. Senkrechter Schnitt des Randes des Fruchthofes (*Area opaca*) eines Kaninchenembryo mit Rückenfurche und Primitivstreifen ohne Urwirbel vom 7. Tage, 200 mal vergrössert.

Fig. 185. Querschnitt durch den dickeren Theil der ersten Anlage des Primitivstreifens eines Kaninchencies von 7 Tagen. 405 mal vergrössert.

Fig. 186. Primitivstreifen oder Axenplatte eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, der noch keine Rückenfurche und keine Urwirbel besass. Quer durchschnitten. Vergr. 220 mal.

Fig. 187. *Area vasculosa* und Embryonalfleck (Embryonalanlage) eines Kaninchencies von 7 Tagen, 28 mal vergrössert.

Fig. 188. Querschnitt durch die mittlere Rumpfgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. Vergr. 158 mal.

Fig. 189. Querschnitt durch die Anlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, mit Primitivstreifen und Rückenfurche, ohne Urwirbel (bez. Nr. VII 15). Vergr. 250 mal.

Fig. 190. Querschnitt durch die Mitte der Anlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden (bez. Nr. VII 13).

Fig. 191. Querschnitt durch den Endwulst eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, mit schönen Urwirbeln (bez. Nr. XX). Vergr. 305 mal.

Fig. 192. Querschnitt durch den hintersten Theil der Rückenfurche des Embryo der Fig. 169. Vergr. 20 mal.

Fig. 193. Querschnitt des Embryo der Fig. 192 durch die Stelle, wo die Chorda zuerst auftritt. Vergr. 90 mal.

Fig. 194. Querschnitt durch denselben Embryo. Schnitt Nr. 34. Vergr. 208 mal.

Fig. 195. Querschnitt Nr. 33 desselben Embryo. Vergr. 233 mal.

Fig. 196. Querschnitt durch den Kaninchenembryo der Figg. 192—195 nahe am letzten Urwirbel. Vergr. 283 mal.

Fig. 197. Querschnitt durch denselben Kaninchenembryo am letzten Urwirbel. Vergr. 222 mal.

Fig. 198. Querschnitt durch die mittlere Rumpfgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. Vergr. 158 mal.

Fig. 199. Querschnitt durch den Kaninchenembryo der Fig. 192—195, nahe am letzten Urwirbel. Vergr. 283 mal.

Fig. 200. Querschnitt durch denselben Kaninchenembryo am letzten Urwirbel. Vergr. 222 mal.

Fig. 201. Querschnitt durch den mittleren Rumpftheil eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 81 mal.

Fig. 202. Querschnitt durch den Rumpf des Embryo der Fig. 201, dicht hinter der vorderen Darmpforte. Vergr. 81 mal.

Fig. 203. Querschnitt durch die hintere Darmpforte eines Kaninchenembryo von 9 Tagen (bez. VIII). Vergr. 115 mal.

Fig. 204. Querschnitt durch den vorderen Theil der Allantoisanlage des Embryo der Fig. 203. Vergr. 115 mal.

Fig. 205. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 76 mal.

Fig. 206. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 78 mal.

Fig. 207. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 21 mal.

Fig. 208. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden, mit den angrenzenden Theilen des Blastoderma. Vergr. 48 mal.

Fig. 209. Ein Theil der vorigen Figur, 152 mal vergrössert.

Fig. 210. Querschnitt durch die vorderste Kopfgegend eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 140 mal.

Fig. 211. Querschnitt durch das vorderste Kopfende eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden. Vergr. 111 mal.

Fig. 212. Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 80 mal.

Fig. 213. Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen, 119 mal vergrössert.

Fig. 214. Querschnitt Nr. 19 durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80 mal.

Fig. 215. Querschnitt Nr. 21 durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80 mal.

Fig. 216. Querschnitt Nr. 22 durch den hintersten Theil der Parietalhöhle des Halses eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80 mal.

Fig. 217. Querschnitt Nr. 25 durch den Rumpf des Embryo der Figg. 216, 215, 210, 201, dicht hinter der vorderen Darmpforte. Vergr. 81 mal

Fig. 218. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden.

Fig. 219. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40 mal.

Fig. 220. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88 mal.

Fig. 221. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88 mal.

Fig. 222. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden.

Fig. 223 und **224.** Menschliches befruchtetes Ei (bläschenförmige Frucht Reichert) von 12—13 Tagen, von der Fläche und von der Seite etwa 4 mal vergr. Nach Reichert.

Fig. 225. Menschliches Ei von 12—13 Tagen, nach Thomson. 1. Nicht geöffnet in natürlicher Grösse, 2. geöffnet und vergrössert.

Fig. 226. Menschliches Ei von 15 Tagen, nach Thomson, in natürlicher Grösse geöffnet, um den grossen Innenraum und den kleinen Embryo zu zeigen.

Fig. 227. Embryo dieses Eies vergrössert.

Fig. 228. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergrössert dargestellt.

Fig. 229. Derselbe Embryo von vorn stärker vergrössert, mit geöffnetem und grösstentheils entferntem Dottersacke.

Fig. 230. Menschliches Ei vom Ende der dritten oder Anfange der vierten Woche, nach einer Originalzeichnung von Thomson, in natürlicher Grösse.

Fig. 231. Embryo dieses Eies vergrössert.

Fig. 232. Menschlicher Embryo der vierten Woche, nach einer nicht edirten Zeichnung von Thomson vergrössert dargestellt.

Fig. 233. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 13 mm Länge, vergr.

Fig. 234. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen, nach Coste, gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vordern Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes.

Fig. 235. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste.

Fig. 236. Eihüllen des Menschen in situ, schematisch dargestellt.

Fig. 237. Ein Theil eines injicirten Aestchens einer Chorionzotte. Nach Ecker.

Fig. 238. Embryo des Rehes mit den Hüllen. Nach Bischoff, nicht ganz ausgezeichnet.

Fig. 239. Ei eines Hundes im Querschnitte dargestellt. Nach Bischoff.

Fig. 240. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen, in denen allen, mit Ausnahme der letzten, der Embryo im Längsschnitte dargestellt ist.

Fig. 241. Schwangerer Uterus von etwa 40 Tagen um die Hälfte verkleinert. Nach Coste.

Fig. 242. Der Uterus von Fig. 244 mit geöffnetem Sacke der Reflexa. Vergr. $^1/_2$ mal. Nach Coste.

Fig. 243. Senkrechter frontaler Längsschnitt durch einige Brustwirbel eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in der Gegend der Chordareste, vergrössert.

Fig. 244. Querschnitt durch einen Brustwirbel und 2 Rippenköpfchen eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo, vergrössert.

Fig. 245. Querschnitt durch einen Halswirbel und das Mark eines 9—10 Wochen alten menschlichen Embryo, 35mal vergrössert.

Fig. 246. *Ligamentum intervertebrale* der Brustwirbelsäule eines grossen Schafsembryo (Länge des Kopfes 10 cm) im Sagittalschnitte 8mal vergr.

Fig. 247. Ein Theil des Querschnittes der Chorda aus einem Brustwirbel eines Hühnerembryo von 5,5 cm Länge (von circa 14 Tagen). Vergr. 231mal.

Fig. 248. Sagittaler Längsschnitt durch die 4 ersten Wirbel eines Hühnerembryo von 14 Tagen. Vergr. 24mal.

Fig. 249. Sagittaler Längsschnitt durch einige Brustwirbelanlagen eines Kaninchenembryo von 12 Tagen. Vergr. 30mal.

Fig. 250. Sagittaler Längsschnitt durch 4 Lendenwirbel eines 16 Tage alten Kaninchenembryo, 26mal vergr.

Fig. 251. Ein Stückchen der Fig. 250 244mal vergr.

Fig. 252. *Ligamentum intervertebrale* der Lendenwirbelsäule des Embryo einer Katze. Vergr. 27mal.

Fig. 253. Ein Theil der Chorda der Fig. 252, 480mal vergr.

Fig. 254. Aus der verkalkten Mitte des Körpers eines Lendenwirbels von dem Katzenembryo, von dem auch die Fig. 252, 253 stammen.

Fig. 255. *Ligamentum intervertebrale* der Brustwirbelsäule eines grossen Schafsembryo (Länge des Kopfes 10 cm) im Sagittalschnitte 8mal vergr.

Fig. 256. Querschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryo von 24 Stunden mit Rückenfurche und Primitivstreifen ohne Urwirbel 135mal vergr.

Fig. 257. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (Nr. XXb). Vergr. 100mal.

Fig. 258. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40 mal.

Fig. 259. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI 101mal vergr.

Fig. 260. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal.

Fig. 261. Längsschnitt durch den Kopftheil eines 38 Stunden alten Hühnerembryo neben der Mittellinie und z. T. in derselben. Vergr. 69mal.

Fig. 262. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden.

Fig. 263. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrössert dargestellt.

Fig. 264. Senkrechter Durchschnitt durch den Schädel eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 265. Kopf eines Schafembryo von 3,6 cm Länge (Kopflänge 1,46 cm) sagittal in der Medianebene durchschnitten, 3mal vergr.

Fig. 266. Primordialschädel eines 3 Monate alten menschlichen Embryo von oben.

Fig. 267. In Ossification begriffenes Primordialcranium eines 4″ langen Schweineembryo. Nach Spöndli, vergr.

Fig. 268. Derselbe Schädel wie in Fig. 267 von oben.

Fig. 269. Querschnitt des Schädels eines Schweineembryo von 3 cm Länge in der Gegend der *Cartilago petrosa*, Vergr. 10mal.

Fig. 270. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines 4monatlichen menschlichen Embryo, 8mal vergr.

Fig. 271. Frontalschnitt durch die Nasenhöhlen eines menschlichen Embryo von 5 Monaten in der Gegend des *Antrum Highmori*.

Fig. 272. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. Vergr. 55mal.

Fig. 273. Sagittalschnitt durch den mittleren Schädelbalken eines Hühnchens von 4 Tagen 43mal vergr.

Fig. 274. Sagittalschnitt durch einen Theil der Schädelbasis eines 16 Tage alten Kaninchens (bez. *C* 41). Vergr. 30mal.

Fig. 275. Sagittaler Schnitt durch den hinteren Theil der Schädelbasis eines Schweineembryo von 3,2 cm, 13,3mal vergr.

Fig. 276. Sagittalschnitt durch die *Synchondrosis spheno-occipitalis* eines Schweineembryo von 12 cm Länge. Vergr. 7,5mal.

Fig. 277. Sagittalschnitt des hinteren Theiles der Schädelbasis eines menschlichen Embryo von 3 Monaten. Vergr. 10,3mal.

Fig. 278. Primordialschädel eines 3 Monate alten menschlichen Embryo von oben.

Fig. 279. Obere Hälfte der Schuppe eines 14 Wochen alten Fötus.

Fig. 280. Schädelbasis eines 5 Monate alten Embryo von innen.

Fig. 281. Senkrechter Durchschnitt durch den Kopf eines 4 Monate alten Embryo.

Fig. 282. Scheitelbeinanlagen eines 12 Wochen alten menschlichen Embryo, 18mal vergr.

Fig. 283. Scheitelbein eines 14 Wochen alten menschlichen Embryo, 18mal vergr.

Fig. 284. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste.

Fig. 285. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrössert.

Fig. 286. Kopf eines menschlichen Embryo aus der 8. Woche von unten.

Fig. 287. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtstheil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr.

Fig. 288. Oberkiefer und Gaumen eines 9 Wochen alten Fötus, 9mal vergr.

Fig. 289. Kopf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. 12mal vergr.

Fig. 290. Derselbe Kopf von vorn und unten.

Fig. 291. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 13 mm, vergr.

Fig. 292. Kopf und Hals eines menschlichen Embryo aus dem fünften Monate (von circa 18 Wochen) vergrössert.

Fig. 293. Kaninchenembryo von 10 Tagen nach Entfernung des Amnion, der Allantois und der Keimblase, und mit blossgelegtem Herzen, 12mal vergr.

Fig. 294. Senkrechter Durchschnitt durch den Schädel eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 295. Senkrechter Durchschnitt durch den Kopf eines 4 Monate alten Embryo.

Fig. 296. Frontalschnitt durch den vorderen Theil des Unterkiefers eines menschlichen Embryo von $3^1/_2$ Monaten, 11mal vergr.

Fig. 297. Unterkieferhälfte eines Schafembryo von 11 cm aus der Gegend des ossificirten Meckel'schen Knorpels. Vergr. 10mal.

Fig. 298. Embryo eines Rindes, 5mal vergr.

Fig. 299. Flächenschnitt der Hand eines menschlichen Embryo vom 3. Monate. Daumen und *Carpale primum* (*Multangulum majus*) nicht sichtbar. Vergr. 10mal.

Fig. 300. Embryonalanlage von 3 mm Länge eines 36 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 39mal.

Fig. 301. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (Nr. XXb). Vergr. 100mal.

Fig. 302. Hühnerembryo von 4,2 mm Länge vom zweiten Brüttage mit der *Area pellucida* und *vasculosa* von der Rückseite. Etwas über 15mal vergr.

Fig. 303. Vorderer Theil des Embryo der Fig. 70 vom Rücken her. 40mal vergr.

Fig. 304. Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen und 14 Stunden. Länge des Embryo frisch 4,2 mm, nach Erhärtung in Osmium 3,05 mm. Vergr. 22,7 mal.

Fig. 305. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 21mal.

Fig. 306. Querschnitt durch das vorderste Kopfende eines Kaninchens von 8 Tagen und 9 Stunden. Vergr. 111 mal.

Fig. 307. Vorderer Theil eines Hühnerembryo von 4,5 mm Länge von unten.

Fig. 308. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden.

Fig. 309. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge (7. Woche).

Fig. 310. Kopf eines Schafembryo von 3,6 cm Länge (Kopflänge 1,46 cm), sagittal in der Mitte durchschnitten, etwa 3mal vergr.

Fig. 311. Horizontalschnitt durch Vorderhirn und Hinterhirn eines 15 mm langen Schafembryo. Vergr. 15mal.

Fig. 312. Horizontalschnitt durch das Vorderhirn und Zwischenhirn des Embryo der Fig. 311, zwei Schnitte tiefer. Vergr. 15mal.

Fig. 313. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge (7. Woche).

Fig. 314. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Grösse.

Fig. 315. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirne und Marke.

Fig. 316. Gehirn und Mark eines vier Monate alten Embryo des Menschen in natürlicher Grösse.

Fig. 317. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 318. Horizontalschnitt des Schädels und Gehirns eines Kaninchenembryo von 16 Tagen über dem Streifenhügel durch den seitlichen Ventrikel 10mal vergr.

Fig. 319. Horizontalschnitt durch das Gehirn und den Schädel desselben Kaninchens wie Fig. 318 in der Gegend der *Corpora striata*. Vergr. fast 10mal.

Fig. 320. Frontalschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo vom 16. Tage in der Gegend des Sehhügels und Augen. Vergr. ungefähr 10mal.

Fig. 321. Frontalschnitt durch das Gehirn eines Schafembryo von 2,7 cm Länge. Vergr. 10mal.

Fig. 322. Frontalschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von 16 Tagen in der Gegend der Augen, 10mal vergr.

Fig. 323. Frontalschnitt durch das Gehirn des Schafembryo der Fig. 321, drei Schnitte weiter hinten.

Fig. 324. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal.

Fig. 325. Sagittalschnitt durch den mittleren Schädelbalken eines Hühnchens von 4 Tagen. vergr. 43mal.

Fig. 326. Mitte der Schädelbasis eines Schafes von 3,5 cm, sagittal durchschnitten. Vergr. 16mal.

Fig. 327. Sagittalschnitt durch einen Theil der Schädelbasis eines 16 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30.

Fig. 328. Horizontalschnitt durch den Kopf eines Schafembryo von 15 mm Länge in der Gegend der Augen. Vergr. 15mal.

Fig. 329. Hypophysis und *Processus infundibuli* von einem Schweineembryo von 18 mm horizontal durchschnitten. Vergr. 30,3mal.

Fig. 330. Sagittalschnitt durch die Anlage der Zirbel eines Schafembryo von 3,5 cm. Vergr. 121mal.

Fig. 331. Frontalschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo vom 16. Tage in der Gegend des Sehhügels und Augen. Vergr. ungefähr 10mal.

Fig. 332. Gehirn eines menschlichen Embryo von 5 Monaten mit blossgelegten Ganglien nach Wegnahme des Balkens.

Fig. 333. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal.

Fig. 334. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirn und Mark.

Fig. 335. Horizontalschnitt des Schädels und Gehirns eines Kaninchenembryo von 16 Tagen über dem Streifenhügel durch die seitlichen Ventrikel 10mal vergr.

Fig. 336. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge 7. Woche.

Fig. 337. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Grösse.

Fig. 338. Frontalschnitt durch das Gehirn eines Kaninchens von 16 Tagen in der Gegend des 4. Ventrikels. Vergr. 10mal.

Fig. 339. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal.

Fig. 340. Ein Theil der Fig. 338 stärker vergr.

Fig. 341. Ansicht des hinteren Theiles des Gehirns eines 4 Monate alten 4″ 4½‴ langen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 342. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirn und Mark.

Fig. 343. Ansicht des hinteren Theiles des Gehirns eines 4 Monate alten, 4″ 4½‴ langen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 344. Gehirn und *Medulla oblongata* eines Embryo von 5 Monaten. Breite des *Cerebellum* 18 mm.

Fig. 345. Gehirn eines menschlichen Embryo des 6. Monates in natürlicher Grösse.

Fig. 346. Gehirn eines menschlichen Embryo des 5. Monates mit blossgelegten Ganglien in natürlicher Grösse.

Fig. 347. Untere Fläche des kleinen Gehirns eines menschlichen Embryo vom Ende des 6. Monates.

Fig. 348. Ansicht des hinteren Theiles des Gehirns eines 4 Monate alten, 4″ 4½‴ langen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 349. Vier halbschematische Ansichten der medialen Fläche der Hemisphäre zur Darstellung der Entwicklung derselben nach Fr. Schmidt.

Fig. 350. Gehirn eines Schafembryo, sagittal halbirt. Vergr. 2mal.

Fig. 351. Kopf eines Schafembryo, sagittal halbirt. Vergr. 2mal.

Fig. 352. Gehirn eines menschlichen Embryo von 4 Monaten. Natürliche Grösse.

Fig. 353. Die andere Seite desselben Gehirns nach Wegnahme aller hinteren Theile mit Inbegriff des *Thalamus opticus*. Natürliche Grösse.

Fig. 354. Gehirn eines menschlichen Embryo des 5. Monates in natürlicher Grösse.

Fig. 355. Innenfläche der rechten Hemisphäre des grossen Hirns eines 6monatlichen menschlichen Embryo nach Schmidt.

Fig. 356. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Grösse.

Fig. 357. Gehirn eines 6monatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 358. Gehirn eines 7monatlichen weiblichen Fötus von oben in natürlicher Grösse.

Fig. 359. Das Gehirn der Fig. 358 in der seitlichen Ansicht.

Fig. 360. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal.

Fig. 361. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrössert dargestellt.

Fig. 362. Senkrechter Schnitt durch den Kopf eines menschlichen Embryo von $3^1/_2$ Monaten nach Wegnahme des Gehirns, 2mal vergr.

Fig. 363. Untere Hälfte des horizontal durchschnittenen Schädels eines 3monatlichen menschlichen Embryo, 2mal vergr.

Fig. 364. Obere Hälfte des Schädels der Fig. 363 von innen, das hintere Ende nach vorn umgeschlagen.

Fig. 365. Horizontalschnitt durch das Vorderhirn und Zwischenhirn des Embryo der Fig. 366, zwei Schnitte tiefer. Vergr. 15mal.

Fig. 366. Horizontalschnitt durch Vorderhirn und Hinterhirn eines 15 mm langen Schafembryo. Vergr. 15mal.

Fig. 367. Horizontalschnitt des Schädels und Gehirns eines Kaninchenembryo von 16 Tagen über dem Streifenhügel durch die seitlichen Ventrikel 10mal vergr.

Fig. 368. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo von 2 Tagen und 16 Stunden. Vergr. 33mal.

Fig. 369. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge (7. Woche).

Fig. 370. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirne und Marke.

Fig. 371. Gehirn und Mark eines vier Monate alten Embryo des Menschen in natürlicher Grösse.

Fig. 372. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage. Vergr. 32mal.

Fig. 373. Querschnitt des Halstheils des Rückenmarks eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, 36mal vergrössert.

Fig. 374. Querschnitt des Halsmarkes eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von 0,56‴ Höhe und 0,44‴ Breite am breitesten Theile, 50mal vergr.

Fig. 375. Rückenmarksquerschnitt eines menschlichen Embryo von acht Wochen von $1^1/_3$ mm Höhe und $1^1/_2$ mm Breite, 50mal vergr.

Fig. 376. Querschnitt durch einen Halswirbel und das Mark eines 9—10 Wochen alten menschlichen Embryo, 35mal vergr.

Fig. 377. Querschnitt des Markes eines Kaninchenembryo von 14 Tagen aus der Halsgegend. Vergr. 68mal.

Fig. 378. Querschnitt durch das Mark und die angrenzenden Theile eines Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages. Vergr. 255mal.

Fig. 379. Querschnitt durch das Hinterhirn und die angrenzenden Theile eines Hühnerembryo von 44 Stunden in der Gegend der Gehörblase. Vergr. 222mal.

Fig. 380. Querschnitt durch den vordersten Theil des Hinterhirns und des Kopfes von einem 9 Tage alten Kaninchenembryo. Vergr. 84mal.

Fig. 381. Querschnitt durch den vordersten Theil des Hinterhirns und den Kopf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 66mal.

Fig. 382. Grenzstrang des *Sympathicus* eines viermonatlichen Embryo von 4″ $4^1/_2$‴ Länge in natürlicher Grösse.

Fig. 383. Harn- und Geschlechtsorgane eines männlichen Embryo von drei Monaten in natürlicher Grösse.

Fig. 384. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 21mal.

Fig. 385. Vorderer Theil des Embryo eines Hühnchens vom Ende des zweiten Tages vom Rücken her. 40mal vergr.

Fig. 386. Vorderer Theil eines Hühnchens von 4,2 mm Länge vom zweiten Brüttage von der Bauchseite.

Fig. 387. Vorderer Theil eines Hühnerembryo von 4,55 m Länge von unten.

Fig. 388. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 10mal.

Fig. 389. Querschnitt durch die Anlage des Auges eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages, so dass der Stiel der primären Augenblase sichtbar ist. Mit punctirten Linien sind die Contouren eines Schnittes angegeben, der neben dem Augenstiele durchgehen würde. Vergr. etwa 100mal.

Fig. 390. Flächenschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom 3. Tage. (Osmiumpräparat.) Vergr. 143mal.

Fig. 391. Senkrechter Längsschnitt durch das Auge eines vier Wochen alten menschlichen Fötus in zwei Ansichten, die durch verschiedene Einstellung gewonnen wurden.

Fig. 392. Horizontalschnitt durch den Kopf eines Schafembryo von 15 mm Länge. Vergr. 15mal.

Fig. 393. Längsschnitte des Auges von Hühnerembryonen nach Remak.

Fig. 394. Horizontalschnitt durch das Auge eines Kaninchens von 12 Tagen und 6 Stunden. Vergr. 70mal.

Fig. 395. Auge eines Kaninchens von 14 Tagen im Horizontalschnitte. Vergr. 65mal.

Fig. 396. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal.

Fig. 397. Vordere Hälfte eines senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, von der Schnittfläche aus gesehen. 100mal vergr.

Fig. 398. Horizontalschnitt durch die Anlage des Auges eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages. Vergr. 100mal.

Fig. 399. Flächenschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom 3. Tage (Osmiumpräparat). Vergr. 143mal.

Fig. 400. Horizontalschnitt durch das Auge eines Hühnchens vom 3. Tage. Vergr. 106mal.

Fig. 401. Vorderster Theil der Augenanlage eines Hühnerembryo von 4 Tagen. Vergr. 216mal.

Fig. 402. Vordere Hälfte eines senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, von der Schnittfläche aus gesehen, 100mal vergr.

Fig. 403. Hintere Hälfte des senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo (desselben Auges, das in der Fig. 402 dargestellt ist) bei auffallendem Lichte von vorn betrachtet, 64mal vergr.

Fig. 404. Senkrechter Längsschnitt durch das Auge eines vier Wochen alten menschlichen Fötus in zwei Ansichten, die durch verschiedene Einstellung gewonnen wurden.

Fig. 405. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25mal vergr.

Fig. 406. Lateraler Sagittalschnitt des Kopfes eines Hühnerembryo vom 3. Tage. Vergr. 30mal.

Fig. 407. Vorderer Theil des halbirten, 10½ mm grossen Auges eines Kalbsembryo, vergr.

Fig. 408. Ausbreitung der *Art. hyaloidea* an der hinteren Kapselwand der Linse einer neugeborenen Katze. Nach einer Injection von Thiersch.

Fig. 409. Gefässe des vorderen Abschnitts der gefässreichen Membran der Linse (*M. capsulopupillaris et pupillaris*) einer neugeborenen Katze. Nach einer Injection von Thiersch.

Fig. 410. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 23 mm. Vergr. etwa 42mal.

Fig. 411. Vordere Hälfte eines senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, von der Schnittfläche aus gesehen, 100mal vergr.

Fig. 412. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40mal.

Fig. 413. Ein Theil der Fig. 394, 275mal vergr.

Fig. 414. Horizontalschnitt durch das (im Aequator 0,79 mm messende) Auge eines Kaninchens von 14 Tagen. Vergr. circa 62mal.

Fig. 415. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 23 mm. Vergr. etwa 42mal.

Fig. 416. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 3,5 cm. Vergr. etwa 30mal.

Fig. 417. Horizontalschnitt durch das Auge eines Hühnchens vom 3. Tage. Vergr. 106mal.

Fig. 418. Vorderster Theil der Augenanlage eines Hühnerembryo von 4 Tagen. Vergr. 216mal.

Fig. 419. Horizontalschnitt durch das (im Aequator 0,79 mm messende) Auge eines Kaninchens von 14 Tagen. Vergr. etwa 62mal.

Fig. 420. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindes von 23 mm. Vergr. etwa 42mal.

Fig. 421. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal.

Fig. 422. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindes von 23 mm. Vergr. etwa 42mal.

Fig. 423. Ein Theil des Auges der Fig. 421 125 mal vergrössert.

Fig. 424. Zwei Köpfe von Hühnerembryonen.

Fig. 425. Senkrechter Längsschnitt durch das Auge eines vier Wochen alten menschlichen Fötus in zwei Ansichten, die durch verschiedene Einstellung gewonnen wurden.

Fig. 426. Horizontalschnitt durch den tiefsten Theil des 3. Ventrikels und des *Chiasma opticorum* von einem Schweineembryo von 33 mm, fast 40mal vergrössert.

Fig. 427. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 3,5 cm. Vergr. etwa 30mal.

Fig. 428. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindes von 23 mm. Vergr. etwa 42mal.

Fig. 429. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal.

Fig. 430. Anlagen von drei Thränendrüsen eines viermonatlichen menschlichen Embryo etwa 60mal vergr.

Fig. 430*a*. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrössert.

Fig. 431. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 5mal vergr.

Fig. 432. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden. Vergr. 95mal.

Fig. 433. Längsschnitt durch den Kopftheil eines 38 Stunden alten Hühnerembryo neben der Mittellinie und z. Th. in derselben. Vergr. 69mal.

Fig. 434. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal.

Fig. 435. Das vordere Leibesende eines Hühnerembryo von 2 Tagen etwa 40mal vergr.

Fig. 436. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25mal vergr.

Fig. 437. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal.

Fig. 438. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal.

Fig. 439. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrössert dargestellt.

Fig. 440. Gehörbläschen eines Kaninchenembryo von 10 Tagen im Frontalschnitte 66mal vergr.

Fig. 441. Sagittalschnitt des Gehörbläschens eines Kaninchenembryo von 14 Tagen, 63mal vergr.

Fig. 442. Horizontalschnitt durch die tieferen Theile des Gehörbläschens eines Kaninchenembryo von 11 Tagen. Vergr. 59mal.

Fig. 443. Primitives Gehörbläschen eines vier Wochen alten menschlichen Embryo von der rechten Seite, durch Präparation isolirt und vergrössert dargestellt.

Fig. 444. Querschnitt des Kopfes eines Hühnerembryo vom 4. Tage in der Gegend des Hinterhirns. Vergr. 22mal.

Fig. 445. Querschnitt durch einen Theil des Schädels und das Labyrinth eines $8^1/_2'''$ langen Rindsembryo 30mal vergr.

Fig. 446. Schädel eines Schafembryo von 27 mm in der Gegend des Gehörorganes frontal durchschnitten und 10,5mal vergr.

Fig. 447. Schädel eines Schweineembryo von 3 cm in der Gehörgegend horizontal durchschnitten, 10mal vergr.

Fig. 448. Querschnitt des oberen halbkreisförmigen Kanales eines sechs Monate alten menschlichen Embryo, vergr.

Fig. 449. Querschnitt durch die Schnecke eines acht Monate alten menschlichen Embryo, vergr. dargestellt.

Fig. 450. Frontaler Schnitt durch die Schnecke eines 8,4 cm langen Rindsembryo, vergr. dargestellt.

Fig. 451. Ein Stück der ersten Schneckenwindung von einem 8,4 cm langen Kalbsembryo im Querschnitte, 100mal vergrössert dargestellt.

Fig. 452. Senkrechter Durchschnitt durch die Schnecke eines älteren Kalbsembryo, deren Gehäuse mit Ausnahme einer kleinen knorpeligen Stelle schon verknöchert war, während die Spindel und Spirallamelle noch häutig waren. Vergr. 6mal.

Fig. 453. Querschnitt der ersten Windung der Schnecke (ohne knorpelige Umhüllung) von einem 17,6 cm langen Kalbsembryo, vergr. dargestellt.

Fig. 454. *Canalis cochlearis* mit den angrenzenden Theilen von der in Fig. 452 dargestellten Schnecke, 100mal vergr.

Fig. 455. Horizontalschnitt durch einen Theil des Labyrinthes eines Schafes von 11 cm 27mal vergrössert.

Fig. 456. Frontalschnitt durch einen Theil des Labyrinthes eines Schweineembryo von 9 cm, 23mal vergr.

Fig. 457. Querschnitt durch den *Canalis semicircularis externus* eines Kaninchenembryo von 24 Tagen, 41,5mal vergr.

Fig. 458. Ampulle des *Canalis semicircularis superior* eines Schafes von 9 cm mit den angrenzenden Theilen. Vergr. 38mal.

Fig. 459. Labyrinth eines Kaninchens von 16 Tagen, so wie es in einem seitlichen Sagittalschnitte des Kopfes erscheint. 58mal vergr.

Fig. 460. *Canalis endolymphaticus* eines Schweineembryo von 7,5 cm. Vergr. 15,5mal.

Fig. 461. Schädel eines Schafembryo von 27 mm in der Gegend des Gehörorganes frontal durchschnitten und 10,5mal vergr.

Fig. 462. Frontalschnitt durch die Gehörgegend eines Kaninchens von 24 Tagen. Vergr. 11,4mal.

Fig. 463. Kopf eines Hühnerembryo vom dritten Tage, vergr., Chromsäurepräparat.

Fig. 464. Lateraler Sagittalschnitt des Kopfes eines Hühnerembryo vom 3. Tage. Vergr. 30mal.

Fig. 465. Kopf eines Hühnerembryo vom Anfange des vierten Tages von unten und vergrössert dargestellt.

Fig. 466. Zwei Köpfe von Hühnerembryonen.

Fig. 467. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 6 mm Länge, vergr.

Fig. 468. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrössert.

Fig. 469. Kopf eines menschlichen Embryo aus der 8. Woche von unten, vergrössert.

Fig. 470. Frontalschnitt durch die Nasenhöhlen eines menschlichen Embryo von 5 Monaten in der Gegend des *Antrum Highmori*. Zur Seite die Augenhöhlen, unten die Mundhöhle. Vergr. 4mal.

Fig. 471. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtstheil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr.

Fig. 472. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines 4monatlichen menschlichen Embryo, 8mal vergr.

Fig. 473. *A*. Ein Stückchen der Oberhaut der Stirn eines 16 Wochen alten menschlichen Embryo von der unteren Fläche mit den Anlagen der Haarbälge und Haare, 50mal vergr.

Fig. 474. Anlage der Haare der Augenbrauen, 50mal vergr.

Fig. 475. *A* Haaranlage von den Augenbrauen mit eben entstandenem, aber noch nicht durchgebrochenem Haar von 0,63 mm Länge. *C* Haarbalg von ebendaselbst mit eben durchbrochenem Haar. *B* Haarbalg von der Brust eines 17 Wochen alten Embryo.

Fig. 476. Ausgezogene Augenwimpern eines einjährigen Kindes, 20mal vergr.

Fig. 477. Zwei Augenwimpern mit den Wurzelscheiden von einem einjährigen Kinde, jede mit einem alten und einem hervorwachsenden jungen Haar, 20mal vergr.

Fig. 478. Schweissdrüsenanlagen von einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo, 50mal vergr.

Fig. 479. Schweissdrüsenanlagen aus dem sechsten Monate, 50mal vergr.

Fig. 480. *A* Schweissdrüsenanlagen aus dem siebenten Monate, 50mal vergr.

Fig. 481. Zur Entwicklung der Talgdrüsen des Menschen. In allen drei Figuren sind die Theile der Haare und ihrer Wurzelscheiden, an denen die Talgdrüsen sich entwickeln, von einem 6monatlichen Fötus bei ungefähr 250maliger Vergrösserung dargestellt.

Fig. 482. Zur Entwicklung der Milchdrüse.

Fig. 483. Milchdrüsenanlage eines Neugeborenen.

Fig. 484. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Hühnerembryo vom 3. Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40mal.

Fig. 485. Frontaler Längsschnitt durch den Rücken eines Hühnerembryo vom 3. Tage, 78mal vergr.

Fig. 486. Embryo eines Rindes, 5mal vergr.

Fig. 487. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergrössert, von vorn und gestreckt.

Fig. 488. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. Vergr. 55mal.

Fig. 489. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo No. XI 101mal vergr.

Fig. 490. Kopf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen von vorn und unten. 12mal vergr.

Fig. 491. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 15 Tagen.

Fig. 492. Zahnsäckchen eines bleibenden Zahnes der Katze senkrecht und quer durchschnitten. Nach einem Präparate von Thiersch. 14mal vergr.

Fig. 493. *A* Zahnsäckchen des zweiten Schneidezahnes eines achtmonatlichen menschlichen Embryo, im Sagittalschnitte, 7mal vergr.

Fig. 494. Zahnsäckchen des ersten Backzahnes eines Fötus von 5 Monaten.

Fig. 495. Senkrechter Schnitt durch einen Theil des Kiefers und einen Milchschneidezahn sammt dem Ersatzzahne einer jungen Katze. Nach einem Präparate von Thiersch. Vergr. 14mal. Die Zeichnung von Carl Genth.

Fig. 496. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtstheil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr.

Fig. 497. Ein Stückchen des Gaumens eines Kalbsembryo in der Gegend des rechten Zahnwalles. 100mal vergr.

Fig. 498. Ein Stückchen des Gaumens eines Schafembryo in der Gegend des rechten Zahnwalles. 100mal vergr.

Fig. 499. Senkrechter Schnitt durch den unteren Theil des Gesichtes eines Kalbsembryo von 11 cm Länge; geringe Vergr.

Fig. 500. Ein Stückchen des Gaumens eines Kalbsembryo mit dem rechten Zahnwalle. Vergr. 23mal.

Fig. 501. Der grösste Theil des linken Unterkiefers mit dem entsprechenden Zahnwalle und einem Zahnsäckchen. Von einem Kalbsembryo. 11½mal vergr.

Fig. 502. Querschnitt durch den Unterkiefer und ein Milchzahnsäckchen des Embryo einer Katze, nach einem Präparate von Stieda. Vergr. 40mal.

Fig. 503. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte No. XXb. Vergr. 100mal.

Fig. 504. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo No. XI 101mal vergr.

Fig. 505. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal.

Fig. 506. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergr. dargestellt.

Fig. 507. Derselbe Embryo von vorn stärker vergrössert, mit geöffnetem und grösstentheils entferntem Dottersacke.

Fig. 508. Darm des in Fig. 176 (s. unten) dargestellten Hundeembryo von unten vergr. dargestellt. Nach Bischoff.

Fig. 509. Derselbe Darm von der Seite gesehen.

Fig. 510. Querschnitt durch einen hinteren Urwirbel des Embryo der Fig. 86. Vergr. 78mal.

Fig. 511. Querschnitt durch einen vorderen Urwirbel des Embryo der Figg. 86 und 87.

Fig. 512. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Hühnerembryo vom 3. Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40mal.

Fig. 513. Querschnitt durch den Rumpf eines 5tägigen Embryo in der Nabelgegend. Nach Remak.

Fig. 514. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergr.

Fig. 515. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste.

Fig. 516. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergrössert, von vorn und gestreckt. Die vordere Bauchwand ist theils entfernt, theils nicht dargestellt, so dass die Bauchhöhle viel weiter offen steht, als sie in dieser Zeit sich findet und das Herz blosszuliegen scheint.

Fig. 517. Drei halbschematische Abbildungen zur Darstellung der Drehung des Dickdarms um den Dünndarm.

Fig. 518. Ein Theil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo. Vergr.

Fig. 519. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 78mal.

Fig. 520. Mittlerer Sagittalschnitt des Schwanzendes eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 10 Stunden. 56mal vergrössert.

Fig. 521. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo von 2 Tagen und 16 Stunden. Vergr. 33mal.

Fig. 522. Sagittalschnitt durch das hintere Leibesende eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 10 Stunden. Vergr. 45mal.

Fig. 523. Querschnitt durch den Pförtnertheil des menschlichen Magens aus dem 4. Fötalmonate. 15mal vergr.

Fig. 524. Querschnitt durch einen Theil des Dünndarms eines menschlichen Embryo des 6. Monates. Vergr. 35mal.

Fig. 525. Querschnitt des Mastdarmes eines menschlichen Embryo des 4. Monates. 35mal vergr.

Fig. 526. Darm des in Fig. 176 (s. unten) dargestellten Hundeembryo von unten vergr. dargestellt. Nach Bischoff.

Fig. 527. Fünf Schnitte durch den Vorderdarm und die Lungenanlage eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 6 Stunden. Vergr. 33mal.

Fig. 528. Lungen und Magen eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, etwa 12mal vergr.

Fig. 529. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste.

Fig. 530. Endverzweigung eines Bronchialastes aus der Lunge eines dreimonatlichen menschlichen Fötus. Vergr. 50mal.

Fig. 531. Ein Segment der Oberfläche der Lunge eines dreimonatlichen menschlichen Embryo, 50mal vergr.

Fig. 532. Sagittaler Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 27,8mal.

Fig. 533. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von 10 Tagen. 47mal vergr.

Fig. 534. Querschnitt eines Seitenlappens der Schilddrüse eines Kaninchenembryo von 16 Tagen. 190mal vergr.

Fig. 535. Querschnitt durch einen Theil der *Thymus* eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 315mal.

Fig. 536. Ein Stück des oberen Endes der *Thymus* eines 3″ langen Kalbsembryo etwa 30mal vergrössert.

Fig. 537. Darm des in Fig. 176 dargestellten Hundeembryo von unten vergr. dargestellt. Nach Bischoff.

Fig. 538. Derselbe Darm von der Seite gesehen.

Fig. 539. Sagittaler Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 27,8mal.

Fig. 540. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchens von 10 Tagen in der Gegend der Leber und der vorderen Darmpforte. 57mal vergr.

Fig. 541. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen nach Coste gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vorderen Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes.

Fig. 542. Brust- und Baucheingeweide eines zwölf Wochen alten Embryo in natürlicher Grösse.

Fig. 543. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen, drei Schnitte weiter hinten als die Fig. 540. Vergr. 32mal.

Fig. 544. Menschlicher Embryo der 3. Woche von vorn vergr. mit geöffnetem und grösstentheils entferntem Dottersacke.

Fig. 545. Vorderer Theil eines Hühnerembryo von 4,55 mm Länge von unten.

Fig. 546. Herz eines Kaninchenembryo, vergrössert, nach Bischoff, von hinten.

Fig. 547. Das Herz der Fig. 546 von vorn, nach Bischoff.

Fig. 548. Kaninchenembryo von 10 Tagen nach Entfernung des Amnion, der Allantois und der Keimblase, und mit blossgelegtem Herzen, 12mal vergr.

Fig. 549. Kopf eines Hundeembryo von unten gesehen, mehr vergr. Nach Bischoff.

Fig. 550. Herz des Embryo der Fig. 549 von hinten gesehen. Nach Bischoff.

Fig. 551. Sagittalschnitt durch die Herzkammer und den Vorhof eines Kaninchenembryo von 11 Tagen. Vergr. 59mal.

Fig. 552. Herz eines vier Wochen alten, 13,5 mm langen menschlichen Embryo, $5^1/_2$mal vergr.

Fig. 553. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen nach Coste gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vorderen Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes.

Fig. 554. Herz von 3,3 mm Länge eines etwa sechs Wochen alten menschlichen Embryo, 4mal vergr., nach Ecker.

Fig. 555. Herz eines acht Wochen alten menschlichen Embryo von $4^1/_3$ mm Länge, etwa 3mal vergr.

Fig. 556. Herz eines reifen Embryo etwa um die Hälfte verkleinert, von vorn und etwas von links her.

Fig. 557. Herz eines vier Wochen alten, 13,3 mm langen menschlichen Embryo, $5^1/_2$mal vergr.

Fig. 558. Herz eines acht Wochen alten Embryo nach Wegnahme der Vorkammer von oben, etwa 3mal vergr.

Fig. 559. Muskelzellen aus den Herzkammern eines neun Wochen alten menschlichen Embryo, 350mal vergrössert.

Fig. 560. Schema zur Darstellung der Entwicklung der grossen Arterien mit zu Grundelegung von Rathke gegebenen Figuren.

Fig. 561. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal.

Fig. 562. Hinteres Ende eines Hundeembryo mit nach hinten geschlagener Allantois. Nach Bischoff.

Fig. 563. Querschnitt durch den mittleren Rumpftheil eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 84mal.

Fig. 564. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergr. dargestellt.

Fig. 565. Schemata zur Darstellung der Entwicklung der *Venae omphalo-mesentericae* und *umbilicales*.

Fig. 566. Embryo eines Rindes, 5mal vergr.

Fig. 567. Leber eines reifen Fötus, $^5/_6$ der natürlichen Grösse, von unten.

Fig. 568. Schema zur Darstellung der grossen Venen aus der Zeit des ersten Auftretens des Placentarkreislaufes und der Körpervenen, beim Menschen etwa aus der vierten Woche.

Fig. 569. Schema zur Darstellung der Bildung der Venensysteme der *Cava superior* und *inferior*.

Fig. 570. Herz eines reifen Embryo etwa um die Hälfte verkleinert.

Fig. 571. Leber eines reifen Fötus, $^5/_6$ der natürlichen Grösse, von unten. Der obere Theil des Spiegel'schen Lappens, die die linke Furche begrenzenden Theile und ein Theil des rechten Lappens sind entfernt.

Fig. 572. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchens von 10 Tagen in der Gegend der Leber und der vorderen Darmpforte. 37mal vergr.

Fig. 573. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergrössert, von vorn und gestreckt.

Fig. 574. Hinteres Ende eines Hundeembryo mit hervorsprossender Allantois. Das sogenannte Gefässblatt und das Darmdrüsenblatt oder die Anlage des Darmes und die benachbarten Theile des Dottersackes sind zurückgeschlagen, um die *Corp. Wolffiana* zu zeigen, 20mal vergr. Nach Bischoff.

Fig. 575. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen nach Coste gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vorderen Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes.

Fig. 576. Querschnitt durch den hintern Theil des Rumpfes eines Hühnerembryo von 4 Tagen. 90—100mal vergr.

Fig. 577. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchens von 14 Tagen. 17mal vergr.

Fig. 578. Theil eines Querschnittes durch das hintere Rumpfende eines Kaninchens von 14 Tagen. 49mal vergr.

Fig. 579. Sagittalschnitt durch das hintere Leibesende eines Kaninchenembryo von 14 Tagen und 10 Stunden. 45mal vergr.

Fig. 580. Sagittalschnitt durch die Nierengegend eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 60mal.

Fig. 581. Sagittalschnitt der Niere eines Kaninchens von 16 Tagen. Vergr. 63mal.

Fig. 582. Zwei Nierenknospen eines Kaninchens von 1,7 cm Länge (16.—17. Tag). 400mal vergr.

Fig. 583. Harn- und Geschlechtsorgane eines acht Wochen alten menschlichen Embryo etwa 2mal vergr.

Fig. 584. Ein Theil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr.

Fig. 585. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste.

Fig. 586. Harn- und Geschlechtsorgane eines acht Wochen alten menschlichen Embryo etwa 2mal vergr.

Fig. 587. Geschlechts- und Harnorgane von Rindsembryonen.

Fig. 588. Drüsenstränge (Drüsenschläuche, des *Ovarium* eines älteren Katzenembryo. Vergr. 350mal.

Fig. 589. Elemente der Ovarien menschlicher Embryonen. *A.* Von einem 6monatlichen Embryo. Vergr. 400mal.

Fig. 590. Aus dem *Ovarium* eines jungen Hundes. Vergr. 200mal.

Fig. 591. Querschnitt des Eierstocks eines 3monatlichen menschlichen Embryo. Vergr. 43mal.

Fig. 592. Querschnitt des *Ovarium* eines 6monatlichen menschlichen Embryo. Vergr. 16mal.

Fig. 593. Drei Graaf'sche Follikel aus dem Eierstocke eines neugebornen Mädchens, 350mal vergr. 1. ohne, 2. mit Essigsäure.

Fig. 594. Querschnitt durch das oberste Ende des Wolff'schen Körpers eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 140mal.

Fig. 595. Querschnitt des Wolff'schen Körpers eines Kaninchenembryo von 1,7 cm, nicht weit vom unteren Ende, 30mal vergrössert.

Fig. 596. Die Endigungsstelle des Müller'schen Ganges der Fig. 595. 270mal vergr.

Fig. 597. Querschnitt durch den vorderen Theil der Urniere eines weiblichen Rindsembryo von $1^1/_2$″, 100mal vergr.

Fig. 598. Querschnitt durch den unteren Theil des Genitalstranges und Blase des männlichen Rindsembryo der Fig. 587, etwa 18mal vergr.

Fig. 599. Querschnitt durch den Genitalstrang des weiblichen Rindsembryo der Fig. 587, 14mal vergr.

Fig. 600. Querschnitt durch den 1,31 mm breiten, 122 mm dicken Genitalstrang eines weiblichen Rindsembryo von 3″ 14‴ (s. oben Fig. 587), 22mal vergr.

Fig. 601. *Sinus urogenitalis* und *Annexa* von menschlichen Embryonen in natürlicher Grösse.

Fig. 602. Harn- und Geschlechtsorgane eines männlichen Embryo von drei Monaten in natürlicher Grösse.

Fig. 603. Schema zur Erläuterung des *Descensus testiculorum.*

Fig. 604. Ein Theil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr.

Fig. 605. Zur Bildung der äusseren Genitalien des Menschen nach Ecker.

Fig. 606. Zur Entwicklung der äusseren Genitalien nach Ecker.

Entwicklungsgeschichte des Menschen

und

der höheren Thiere.

Einleitung.

§ 1.

Begriff der Entwicklungsgeschichte. Eintheilung derselben. Ontogonie, Zoogonie. Methode der Forschung.

Begriff der Entwicklungsgeschichte. Methode der Forschung.

Die Entwicklungsgeschichte oder Embryologie, wie sie auch minder zweckmässig genannt wird, ist eine morphologische Wissenschaft und hat als Endziel die Darlegung der Gesetze, nach denen die Gestaltung der organischen Wesen entstanden ist.

Im Einzelnen zerfällt die Entwicklungsgeschichte der Thiere ebenso wie die der Pflanzen in zwei Hauptabschnitte:

1) in die Entwicklungsgeschichte der Einzelwesen oder Individuen (Ontogonie, Haeckel) und

2) in die Entwicklungsgeschichte der Organismenreihen (der Gattungen, Ordnungen, Classen und des gesammten Thierreiches) oder die Stammesgeschichte (Phylogonie [Haeckel], Zoogonie, Phytogonie).

Ontogonie.

1. Die Entwicklungsgeschichte der Einzelwesen (Ontogonie), auch schlechthin Entwicklungsgeschichte genannt, hat die Aufgabe, die allmälige Entstehung eines jeden Gesammtorganismus, sowie die aller seiner Systeme und Organe bis zu den einfachsten Elementarformen herab, von den ersten Anfängen an bis zu ihrer Vollendung in ihren morphologischen Verhältnissen genau darzulegen und die Gesetze zu begründen, nach denen die einzelnen Formen sich bildeten (histiogenetische, organogenetische, ontogenetische Gesetze). Zur Ableitung allgemein gültiger Sätze ergeben sich nun aber die einzelnen Ontogonien nach vielen Seiten als ungenügend und muss daher eine Zusammenfassung und Vergleichung möglichst vieler oder — wenn das letzte Ziel der Wissenschaft bezeichnet werden soll — aller Entwicklungsgeschichten dazu kommen. Erst in und durch eine solche vergleichende Entwicklungsgeschichte lässt sich dann nach und nach

das Unwesentliche von dem Bedeutungsvollen, das Allgemeine von dem Besonderen scheiden und schliesslich das Endziel der Wissenschaft anstreben, für jede einzelne morphologische Thatsache einen bestimmten Ausdruck, ein mathematisches Gesetz zu finden.

Anmerkung. Die Art und Weise, wie eine wissenschaftliche vergleichende Embryologie und Anatomie die Begriffe: Zelle, Muskelfaser, Epithelialgewebe, Lungen, Wirbel, Schädel, Rippen, Kiemenbogen, Gliedmassen u. s. w. ableitet, geben gute Beispiele der oben angeführten Methode.

Zoogonie.

2. Die Entwicklungsgeschichte der Einzelwesen hat zweitens auch die wichtige Frage zu untersuchen, ob dieselben in ihrer Gesammtheit aufgefasst als starre unveränderliche Bildungen anzusehen sind, oder die Fähigkeit besitzen, ihre Gestalt zu ändern und möglicherweise in einander sich umzubilden. Waren die Forscher früher mehr der ersteren Ansicht zugethan, so hat sich bekanntlich in der neueren Zeit das Blatt vollständig gewendet und huldigen wohl jetzt nur noch wenige Gelehrte dem Glauben, dass die Einzelwesen alle selbständig und unabhängig von einander durch sogenannte *Generatio originaria, primaria sive spontanea* (Urzeugung) entstanden seien. Vielmehr hat seit Darwin's Arbeiten vor Allem, aus Gründen, die hier nicht im Einzelnen dargelegt werden können, die Anschauung, dass die verschiedenen Typen der Einzelwesen in einem bestimmten genetischen Zusammenhange stehen, ein immer grösseres Ansehen sich erworben und ist jetzt unbestritten die bei weitem vorwiegende. Doch theilen sich die Anhänger der

Descendenzlehre.

neuen Lehre, die wir mit dem allgemeinen Namen Descendenzlehre bezeichnen wollen, wieder in zwei Gruppen, von denen die einen mit Darwin eine ganz langsame und allmälige Umwandlung der Formen durch äussere Einwirkungen annehmen (Darwinianer,

Darwinismus. Transmutationslehre.

Darwinismus, Transmutationslehre), während die andern die Umbildung langsamer oder schneller durch innere Triebfedern zu Stande kommen lassen und der Annahme allgemeiner Entwicklungsgesetze huldigen,

Evolutionslehre.

für welche Auffassung der Name Evolutionslehre gewählt werden kann. In Folge dieser neuern Auffassung ist nun auch die Lehre von der Entwicklung der gesammten Thierwelt oder die Zoogonie ein wichtiger Zweig der Entwicklungsgeschichte geworden, dessen einzelne Abtheilungen als Stammesgeschichten oder Phylogonien bezeichnet werden können.

Selbstverständlich kann auch die Methode der Zoogonie keine andere sein als die der einzelnen Ontogonien, nämlich die, an der Hand der Erfahrung die Umgestaltungen der einzelnen Thierformen in einander darzulegen und die Gesetze, nach denen dieselben geschehen, an's Tageslicht zu ziehen. Da nun aber die Beobachtung noch in keinem

einzigen Falle eine solche Umgestaltung wirklich dargethan hat, so ist in erster Linie der Versuch gemacht worden, in mittelbarer Weise zum Ziele zu gelangen. Hierbei haben sich zwei Wege als besonders fruchtbar erwiesen und zwar 1) die Vergleichung des Baues aller Einzelwesen im fertigen Zustande und 2) die Untersuchung der Ontogonie der höheren Thierformen.

Die Vergleichung des Baues der Einzelwesen ergiebt, wie jeder weiss, eine grosse Mannigfaltigkeit der Organisation vom Einfachsten bis zum Höchsten. Ferner ist klar, dass, wenn die Thiere wirklich in einem genetischen Verhältnisse zu einander stehen, die grössere Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass die einfachsten unter denselben zuerst entstanden sind, die anderen zuletzt und wird somit unter dieser Voraussetzung die Reihe oder Stufenleiter der Thiere, zu welcher der vergleichende Anatom durch die Untersuchung des Baues der fertigen Thiere gelangt, auch im Allgemeinen als diejenige bezeichnet werden dürfen, welche die Thierwelt bei ihrer Entstehung durchlief. Und zwar wird dieser Schluss um so gerechtfertigter, um so grösser die Glaubwürdigkeit des abgeleiteten hypothetischen Stammbaumes erscheinen, je mehr die vergleichende Anatomie bestrebt ist, in wissenschaftlicher Weise den Bau der Thiere zu ergründen und je mehr die Summe der bekannten und genau durchforschten Thierformen zunimmt.

Sehr wesentlich unterstützt werden die Ergebnisse dieser Methode durch diejenigen der Entwicklungsgeschichten oder Ontogonien vor Allem der höheren Geschöpfe. Angenommen, es sei richtig, dass alle Thiere durch ihre Genese in einem Verbande stehen, so wird es von vorne herein wahrscheinlich, dass — gemäss dem unbestreitbaren Gesetze, dass das Gezeugte bis zu einem gewissen Grade das Zeugende in seiner Gestaltung wiederholt und wenn auch viele Generationen dazwischen liegen (Vererbung, Atavismus) — dass, sage ich, die höheren Formen in ihren Jugendzuständen frühere selbständige Thiergestalten wiederholen und mehr weniger vollständig zur Darstellung bringen. Und in der That lehrt die Entwicklungsgeschichte aller Thiere, dass dem wirklich so ist, und lässt sich auf diesem Wege ein Blick in die Stammesgeschichte der einzelnen Formen thun, der in sehr lehrreicher Weise die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Forschung ergänzt.

So bedeutungsvoll nun aber auch die Ergebnisse dieser beiden Methoden zoogenetischer Forschung sind, so haften doch beiden bedeutende Mängel an, deren sich klar bewusst zu werden, unumgänglich nöthig ist, will man anders den Werth derselben nicht überschätzen. Die vergleichend-anatomische Forschung leidet an dem grossen Mangel, dass offenbar nur ein sehr kleiner Theil der Organis-

men, die einmal existirt haben, bekannt ist und dass es, aller Fortschritte der Palaeontologie ungeachtet, doch als ganz unerreichbar erscheint, dass wir je mit dem Baue der ausgestorbenen Formen so bekannt werden, wie es die Wissenschaft fordern müsste. Somit werden die von dieser Seite aufgestellten Reihen stets unvollkommen bleiben und nur mit grosser Vorsicht zu benutzen sein.

Und was die Ontogonien anlangt, so ist es zwar richtig, wenn Haeckel sagt: »Jede Ontogonie sei eine kurze Recapitulation der Phylogonie«, nichts destoweniger stehen der freien Verwerthung der ontogenetischen Thatsachen gewichtige Bedenken entgegen. Einmal tritt, wie allgemein zugegeben wird, in denselben die Stammesgeschichte sehr verkürzt und daher auch sehr verwischt auf, so dass nur einzelne der von einer gewissen Organisation bei ihrer Schöpfung durchlaufenen Stufen in ihrer Ontogonie sich darstellen und auch diese oft in nicht genügend klarer Weise, so dass sie nur schwer zu benutzen sind. Noch schwerer aber wiegt zweitens ein anderer, von der Wissenschaft noch gar nicht gewürdigter Umstand, dass nämlich in der Ontogonie Bildungen auftreten, von denen die Stammesgeschichte gar nichts weiss, und die als vollständig neue Gestaltungen erscheinen (Amnion, Allantois, Nabelstrang mit Placenta, Entwicklungsvorgänge beim Meerschweinchen, gewisse Larven wirbelloser Thiere, wie die Bipinnaria, Pluteus, Auricularia etc.). Unter diesen Umständen ist es ganz unmöglich, *a priori* zu bestimmen, welche Stufen der Ontogonie der Stammesgeschichte entnommen sind und welche auf die Bedeutung eigenartiger Gestaltungen Anspruch haben und werden die Schlüsse aus den einzelnen Ontogonien auf die Entwicklungsgeschichte der gesammten Thierwelt so unsicher, dass es gerathen erscheint, diesen Weg der Erkenntniss nur mit der grössten Vorsicht zu betreten.

Bei so bewandten Verhältnissen kann nicht genug betont werden, dass der Zoogonie nur Ein sicherer Weg des Fortschrittes offen steht und zwar derjenige der directen Beobachtung. Hat derselbe auch bis jetzt noch nirgends ganz bestimmte Resultate ergeben, so ist doch sicherlich kein Grund vorhanden, von demselben abzustehen. Die zahlreichen Erfahrungen von Darwin, Nägeli, Weismann u. v. a. über das Variiren von thierischen und pflanzlichen Gestalten, die Beobachtungen über den genetischen Zusammenhang verschiedener Thierformen (Siredon, Amblystoma; Carmarina, Cunina; Heteronereis u. s. w.) berechtigen sicherlich zu guten Hoffnungen und möchte sich leicht auch hier noch der Satz bewahrheiten, dass der gerade Weg der beste ist.

Anmerkung. Ich glaube entschieden davor warnen zu sollen, dem Haeckel'schen Satze »die Ontogonie sei eine kurze Recapitulation der Phylogo-

nie« eine grössere Bedeutung beizulegen, als demselben gebührt, um so mehr da es geradezu Modesache zu werden scheint, bei aller und jeder Gelegenheit das Wort Vererbung im Munde zu führen. Wer sich klar machen will, wie schwierig diese Angelegenheit liegt, der nehme sich die Mühe die Ontogonien zweier so nahe verwandter Thiere, wie des Kaninchens und des Meerschweinchens mit einander zu vergleichen, die in vielen wichtigen Punkten so sehr abweichen, dass man ebensogut sich veranlasst finden könnte, den Satz aufzustellen, die Ontogonie sei nicht nothwendig eine Wiederholung der Phylogonie. Und solcher Beispiele gibt es noch manche andere. Nimmt man noch dazu, dass die Phylogonie schwerlich so einfach sich abspielt, wie Haeckel annimmt, worüber am Schlusse des ersten Abschnittes mehr, so lernt man einsehen, dass die Wissenschaft in dieser allgemeinen Frage für einmal noch auf sehr unsicherer Basis steht.

§ 2.

Geschichte der Embryologie bis auf C. Fr. Wolff.

Die Entwicklungsgeschichte ist eine Wissenschaft der neueren Zeit, denn wenn auch das Alterthum embryologischer Kenntnisse nicht ganz entbehrte, so treten zusammenhängende, vollständigere Darstellungen doch erst im Mittelalter auf. Während jedoch die Anatomie bereits im 16. Jahrhundert ihr Wiederaufblühen feierte, so beginnen die besseren ontologischen Untersuchungen erst ein Jahrhundert später und fällt die erste wissenschaftliche Bearbeitung dieses Gebietes in eine noch viel jüngere Zeit. Will man in der Geschichte unserer Wissenschaft Perioden unterscheiden, so kann man nur zwei annehmen, eine erste von den Anfängen bis auf die erste wissenschaftliche Bearbeitung durch Caspar Friedrich Wolff, und eine zweite von Wolff bis auf unsere Zeiten.

Erste Periode. Aristoteles.

Die erste Periode anlangend, so ist von den Leistungen des Alterthums nicht viel auf uns gekommen, immerhin wissen wir so viel, dass schon bei den Griechen eine gewisse Summe ontogenetischer Kenntnisse sich fand, die bei Aristoteles ihren Höhepunkt erreichte. In seiner Schrift περὶ ζῳῶν γενέσεος vor Allem, aber auch an anderen Stellen hat dieser grösste Forscher des Alterthums eine Menge feiner Beobachtungen über die Zeugung und Entwicklung der Thiere mitgetheilt, unter denen manche, nachdem sie ganz allgemein dem Unglauben und der Vergessenheit anheimgefallen oder nicht verstanden worden waren, erst in unseren Tagen wieder ans Licht gezogen und als richtig erkannt worden sind, wie die über den glatten Hai mit einer Placenta, den Dottersack der Tintenfische, die Erzeugung der Bienen, die Begattungsarme der Cephalopoden u. a. mehr. Und wenn auch Aristoteles in seiner Er-

kenntniss des bebrüteten Hühnchens nicht gerade weit gekommen zu sein scheint, indem er das Herz (στίγμη κινουμένη, *punctum saliens* der Uebersetzer) als den zuerst gebildeten Theil ansah, so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass er der Erste war, der mit Bewusstsein entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen vornahm und in diesem Gebiete das Beste im Alterthume leistete.

6. und 17. Jahrhundert.

Alle anderen untergeordneten Forscher übergehend wenden wir uns gleich zum Mittelalter, in dem mit dem Wiederaufwachen der Anatomie, auch die Embryologie neu erstand. Immerhin schritt die Anatomie derselben bedeutend voran und ist, ohne dass von den grossen Anatomen Vesal, Eustachi und Fallopia in dieser Beziehung etwas zu melden wäre, Fabricius ab Aquapendente, Professor in Pavia und Schüler von Fallopia als der erste zu bezeichnen, der in seinen Schriften *de formato foetu* (1600) und *de formatione foetus* (1604) die ersten unvollkommenen Beschreibungen und Abbildungen zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens, der Säugethiere und des Menschen gab. Aus dem 17. Jahrhunderte sind zu erwähnen: A. Spigelius *de formato foetu* (1631), den Menschen betreffend und durch Naivität der Abbildungen sich auszeichnend; C. Needham *de formato foetu* (1667), mit Darstellungen von Säugethierembryonen; Harvey, der den Ausspruch that: *Omne vivum ex ovo* und in seinen *Exercitationes de generatione animalium* (1652) Untersuchungen über das Hühnchen und die Säugethiere mittheilte, die jedoch mit Bezug auf letztere zu keinen erheblichen Resultaten führten, während Regner de Graaf († 1673) durch seine Abhandlung *de mulierum organis* (*Opera omnia* 1677 *Cap. XVI*) und durch den Nachweis der nach ihm benannten Follikel im Eierstocke und des Säugethiereies im Eileiter von einem durchgreifenden Einflusse auf den Gang der weiteren Forschung war, obschon es ihm nicht gelang, das Säugethierei im Eierstocke wirklich zu demonstriren, dessen Entdeckung er jedoch sehr nahe war. Swammerdam ferner († 1685) gibt in seiner Bibel der Natur die Entwicklung des Froscheies und die erste Abbildung eines Furchungsstadiums des Dotters (Tab. XLVIII), Leeuwenhoek wird von Einfluss durch seine Beschreibung der Samenthierchen (1690), Vallisneri (Erzeugung der Menschen und Thiere 1739) und Verheyen (*Anat. corp. hum.*) verfolgen die Eierstöcke im Sinne von Graaf weiter, Ruysch liefert Abbildungen embryonaler Skelette (*Thesaurus anatomicus*) und Kerkring (*Spicilegium anatomicum* 1670) und Clopton Havers (*Osteologia nova* 1692) geben beachtenswerthe Winke über die Entwicklung der Knochen. Alle aber übertrifft Marcellus Malpighi, der in seinen zwei Abhandlungen *de formatione pulli* und *de ovo incubato* (*Opera omnia, Lugd. Batav.* 1687 *Tom. II.*) die erste zusammenhängende

Geschichte des Hühnchens mit vielen feinen Beobachtungen und verhältnissmässig schon sehr guten Abbildungen gibt.

Das 18. Jahrhundert brachte in seiner ersten Hälfte nicht viel Erhebliches in unserer Wissenschaft, indem die wenig erquicklichen Discussionen über die Betheiligung der Eier und der Samenfäden an der ersten Anlage des Embryo (Ovisten und Animalculisten) und über die Frage, ob der Embryo im Ei vorgebildet sei oder nicht (Theorie der Evolution und Epigenese) die Forscher mehr beschäftigten als die Verfolgung der Thatsachen und lässt sich aus dieser Zeit kaum weiteres namhaft machen, als Nesbitt, *Human Osteogeny* (1736), Albinus *Icones ossium foetus* (1737) und A. v. Haller's Arbeiten, die besonders in seiner grossen Physiologie und in seinen Abhandlungen über die Bildung des Herzens und der Knochen (1758) niedergelegt sind. Da tauchte in der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts ein Mann auf, dem die Entwicklungsgeschichte nicht nur eine Reihe der genauesten Einzelbeobachtungen, sondern auch ihre erste wissenschaftliche Begründung verdankt, so dass wir vollkommen berechtigt sind, von ihm an einen neuen Zeitabschnitt zu zählen. 18. Jahrhundert.

Caspar Friedrich Wolff, (geb. zu Berlin 1733, gest. in Petersburg 1794) ein Deutscher, der später als Akademiker in Petersburg lebte, hat schon durch seine Dissertation: *Theoria generationis*, *Halae* 1759 (zum zweiten Male deutsch herausgegeben Berlin 1764) die Augen seiner Zeitgenossen auf sich gezogen und dann später durch eine zweite Abhandlung: *de formatione intestinorum in Nov. Comment. Acad. Sc. J. Petrop.* XII 1768 und XIII 1769, deutsch von Meckel, Halle 1812, seinen Ruf für immer begründet. Versuchen wir das besonders Hervorragende in den Leistungen Wolff's genauer zu bezeichnen, so möchte Folgendes vor Allem zu betonen sein. Wolff ist einmal Vorkämpfer der Theorie der Epigenese und ihm vor Allem hat man es zu danken, dass die von so gewaltigen Gegnern, wie Haller, Bonnet und Leibnitz vertheidigte Evolutionstheorie endlich unterlag. Von welchem Einflusse diess auf die Entwicklungsgeschichte sein musste, ist leicht einzusehen, wenn man bedenkt, dass nur bei der Annahme einer allmäligen Entstehung des Embryo aus einer einfachen Anlage das Streben nach einer genauen Verfolgung des ersten Werdens desselben sich kundgeben kann, während die Theorie der Evolution oder der Entwicklung durch einfache Enthüllung schon gebildeter Theile jeder weiteren embryologischen Untersuchung vom Hause aus den Weg versperrt. Es hat nun aber Wolff nicht blos theoretisch der Entwicklungsgeschichte die Bahn bezeichnet, auf der sie vorzuschreiten hat, sondern dieselbe forschend auch selbst betreten und in seinen Untersuchungen über die Entwicklung des C. Fr. Wolff.

Hühnchens alles bisher Geleistete weit übertroffen. Neben vielen wichtigen Entdeckungen mit Bezug auf die erste Anlage der Organe, wie z. B. derjenigen der nach ihm genannten primordialen Nieren, sind vor Allem nennenswerth seine Studien über die Bildung des Darmkanals, von dem er nachweist, wie er aus der Form eines flach ausgebreiteten Blattes zu einer Halbrinne wird, dann vorn und hinten sich schliesst und endlich zu einem vollständigen, vom Dottersacke abgeschnürten Kanale sich gestaltet, an dem dann noch in letzter Linie die äusseren Ausmündungen sich bilden. Durch diese Untersuchung Wolff's wurde zum ersten Male ein Organ von seinem ersten Anfange an bis zu seiner Vollendung verfolgt, und, was noch wichtiger ist, die Bildung eines so zusammengesetzten Apparates, wie der Darm, auf eine einfache blattartige primitive Anlage zurück geführt.

Fast noch einflussreicher als durch diese Untersuchungen wurde aber Wolff durch seine theoretischen Betrachtungen, durch den allgemeinen Standpunkt, den er einnahm. Wolff ist der Entdecker der Metamorphose der Pflanzen und nicht Göthe, was dieser selbst anerkennt und hat er als junger Mann von 26 Jahren in seiner Dissertation diese Lehre in ihrem ganzen Umfange vorgetragen. Die Zurückführung aller wesentlichen Pflanzentheile mit Ausnahme des Stengels auf das Blatt musste ihn natürlich auf den Gedanken bringen, auch die Generationslehre der Thiere in ähnlicher Weise zu entwickeln. Er findet jedoch bald, dass bei der grossen Verschiedenheit der thierischen Organe Ein Primitivorgan analog dem Blatte hier nicht ausreicht und unmöglich vorhanden sein kann. Bei weiterer Verfolgung dieser Angelegenheit nun fällt ihm die Aehnlichkeit der ersten Anlage des Darmes mit derjenigen des Nervensystemes, des Gefässsystemes, der Fleischmasse und des gesammten Keimes überhaupt auf (über die Bildung des Darmkanals S. 141) und so kommt er schliesslich (l. c. S. 157) zu folgenden merkwürdigen Aussprüchen, in denen die ganze neuere Lehre von dem Aufbaue des Leibes aus mehreren blattförmigen Primitivorganen im Keime angedeutet ist: »Diese nicht etwa eingebildete, sondern auf den sichersten Beobachtungen begründete und höchst wunderbare Analogie von Theilen, die in der Natur so sehr von einander abweichen, verdient die Aufmerksamkeit der Physiologen im höchsten Grade, indem man leicht zugeben wird, dass sie einen tiefen Sinn hat und in der engsten Beziehung mit der Erzeugung und der Natur der Thiere steht. Es scheint als würden zu verschiedenen Malen hinter einander nach einem und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann

ein ganzes Thier wird, gebildet und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine bestimmte eigenthümliche Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus. . . . Darauf erscheint ein drittes, das Gefässsystem, das gewiss . . . . den ersteren nicht so unähnlich ist, dass nicht die als allen Systemen gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmkanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich geschlossenes Ganze den drei ersten ähnlich erscheint.«

Endlich kann noch angeführt werden, worauf Huxley zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt hat, dass Wolff auch als der Vorläufer von Schleiden und Schwann bezeichnet werden kann, indem er die Zusammensetzung der Pflanzen und Thiere aus Bläschen nachwies; doch war diese Lehre bei ihm noch von keinem sehr erheblichen Einflusse auf seine embryologischen Studien, ausser insofern, als er das Wachsthum der Organe theilweise von diesen Elementen abhängig machte.

§ 3.

Von Wolff bis Schwann.

Wolff's Nachfolger.

Wolff's geniale Lehren waren lange nicht von dem Einflusse, den sie hätten haben können, denn es blieb seine wichtigste Arbeit über die Bildung des Darmkanales so sehr unbekannt, dass selbst Oken und Kieser, als sie in den Jahren 1806 und 1810 ihre Arbeiten über die Entwicklung des Darmkanals veröffentlichten, von derselben nichts wussten. Inzwischen machte die Embryologie, wenn auch nicht mit Bezug auf die frühesten Stadien und die Theorie, doch im Einzelnen viele bemerkenswerthe Fortschritte. Unter den zahlreichen Arbeiten des letzten Drittheiles des 18. Jahrhunderts und der zwei ersten Decennien des unserigen sind folgende besonders bemerkenswerth:

Hunter, *Anatomia uteri humani gravidi, Lond.* 1775 mit vortrefflichen Darstellungen der Eihäute und des schwangeren Uterus; Autenrieth, *Suppl. ad histor. embr. humani, Tubing.* 1797; Sömmering, *Icones embryon. human. Francof.* 1799; Senff, *Nonnulla de incremento ossium embryonum, Halae* 1801; Oken, über die Bildung des Darmkanals aus der *Vesicula umbilicalis* in Oken und Kieser, Beitr. z. vergl. Zool., Zoot. und Phys. Bamberg 1806, eine auch in allgemeiner Beziehung bemerkenswerthe

Abhandlung: derselbe über die Bedeutung der Schädelknochen, Jena 1807, eine epochemachende Arbeit für die vergleichende Anatomie, und, weil auf embryologische Thatsachen gegründet, auch der Ausgangspunkt genauerer Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels; Kieser, der Ursprung des Darmkanals aus der *Ves. umbilicalis* darg. im menschlichen Embryo, Göttingen 1810; J. Fr. Meckel's zahlreiche Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte in seinen Beiträgen zur vergl. Anat. 1808—1812, seinen Abhandlungen aus der menschlichen und vergl. Anatomie 1806 und in seinem Archiv; Tiedemann, Bildungsgeschichte des Gehirns, Landshut 1816, eine vortreffliche Detailuntersuchung.

Ausserdem war auch der in diese Periode fallende grosse Fortschritt in der Lehre von den Missbildungen, wie er besonders durch J. Fr. Meckel's pathologische Anatomie verwirklicht wurde, von grosser Bedeutung für die Erkenntniss der normalen Entwicklungsverhältnisse.

Chr. Pander. Nachdem im Jahre 1812 Wolff's Arbeit über den Darmkanal durch Meckel's Uebertragung allgemein bekannt geworden war, konnte es nicht fehlen, dass dieselbe nach allen Seiten mächtig anregte. Nichts beweist besser die Grossartigkeit der Untersuchungen dieses Autors und die Wahrheit seiner allgemeinen Auffassungen, als der Umstand, dass nur 5 Jahre später, im Jahre 1817, unsere Wissenschaft durch Pander einen solchen Fortschritt machte, dass man unbedingt die ganze neuere Entwicklungsgeschichte von ihm an datiren würde, wenn nicht aus den eigenen Worten dieses Autors (in seiner Dissertation sagt Pander auf p. 17: „*Omnem tamen laudem superant egregiae Wolffii observationes*“) hinreichend klar wäre, dass auch er von Wolff ausging. Und da nun gerade die Theorie der Zusammensetzung des Keimes aus blattförmigen Schichten, durch die Pander berühmt geworden ist, wie wir oben sahen, bei Wolff schon bestimmt angedeutet sich findet, so glauben wir nicht Unrecht zu thun, wenn wir diese neue Aera der Entwicklungsgeschichte von Wolff an rechnen, und Pander als den Ersten bezeichnen, der die Ideen dieses grossen Mannes an der Hand der Beobachtung als wahr erwies, den selbst v. Baer: „*vir sempiternæ gloriæ. cui ingenio paucos, perseverantia vero in investigandis rebus subtilissimis nullum parem vidit orbis terrarum*“ nennt (*de ovi mammal. genesi, praefatio*). Um übrigens nach allen Seiten gerecht zu werden, wollen wir noch erwähnen, dass Pander seinem grossen Lehrer Döllinger und auch d'Alton dem Aelteren die Anregung zu seinen Untersuchungen und mannichfache Unterstützung verdankt, und dass neben den Lehren Wolff's sicherlich auch die durch Döllinger vertretene naturphiloso-

phische Richtung von einem bedeutenden Einflusse auf seine Forschungen war.

Pander's hier in Würzburg und zwar in einem grossartigen Massstabe angestellten Untersuchungen, die in seiner Dissertation (*Hist. metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit, Wirceburgi* 1817) und in einer besonderen Arbeit (Beitr. z. Entwicklungsgesch. des Hühnchens im Eie, Würzburg 1817, mit Taf.), deren vortreffliche Tafeln d'Alton angefertigt hat, niedergelegt sind, geben nicht nur eine genauere Geschichte der allerersten Entwicklung des Hühnchens, als man sie bisher besass, sondern waren vor Allem dadurch von der grössten Tragweite, dass durch dieselben zum ersten Male die ursprünglichen, von Wolff geahnten Primitivorgane oder Keimblätter, die der Entwicklung der Organe und Systeme zu Grunde liegen, durch die Beobachtung nachgewiesen wurden. Pander unterscheidet an der Keimhaut des Hühnereies erst nur eine einzige Schicht zusammenhängender Körner, das Schleimblatt, an deren Aussenseite um die 12. Brütstunde eine dünnere und durchsichtigere Lage, das seröse Blatt entsteht und zwischen diesen entwickelt sich dann am Ende des ersten Tages beginnend eine dritte Lage, die Gefässschicht. Obschon nun Pander diese 3 Blätter als den Ausgangspunkt aller späteren Organe betrachtet, so hat er sich doch über ihre Umwandlungen und ihre Bedeutung im Ganzen genommen nur sehr kurz ausgesprochen und wären wegen des Aphoristischen seiner Darstellung seine Angaben wohl nicht so bald zu einer grösseren Bedeutung gelangt, wenn dieselben nicht in v. Baer einen Förderer und theilweise auch einen Vertreter gefunden hätten, der es verstand, der Blättertheorie in den weitesten Kreisen Eingang zu verschaffen. Denn Pander selbst setzte später — so viel man weiss — seine embryologischen Studien nicht fort und liegt von ihm — obschon sein Name noch zu wiederholten Malen in der Wissenschaft auftaucht — nach dieser Seite sonst nichts vor, als eine Vertheidigung seiner Lehren gegen eine Kritik von Oken (siehe die Isis von 1817 und 1818), welche übrigens Beachtung verdient, da sie manches genauer darstellt als seine selbständigen Schriften.

Karl Ernst von Baer, ein Jugendfreund Pander's, hatte mit diesem in Würzburg den Vorträgen Döllinger's beigewohnt und war noch theilweise Zeuge der eben geschilderten Untersuchungen über das bebrütete Hühnchen gewesen (siehe die Vorrede zur Entwicklungsgeschichte der Thiere und Baer's Selbstbiographie). Nachdem er später in Königsberg Pander's Arbeiten erhalten, begann er im Jahre 1819 seine eigenen Forschungen über das Hühnerei, die er bis zum Jahre 1823 fortsetzte, dann in den Jahren 1826 und 27 vollendete und deren Ergebnisse K. E. v. Baer.

er theils im Auszuge in Burdach's Physiologie, theils in einer besonderen Schrift: Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion, Erster Theil, Königsberg 1828, mittheilte. Weitere Untersuchungen über das Hühnchen und die übrigen Wirbelthiere gedachte v. Baer in einem zweiten Bande zu veröffentlichen, dessen Druck schon im Jahre 1829 begann, und dann nach langer Unterbrechung im Jahre 1834 bis zum 38. Bogen gefördert wurde, doch kam er nicht dazu, dieselben zu vollenden, so dass man es einem guten Theile nach dem Verleger zu verdanken hat, dass das, was von dieser Arbeit fertig war, im Jahre 1837 als zweiter Theil der Entwicklungsgeschichte wirklich ausgegeben wurde.

Durch diese beiden Werke ist v. Baer in der glänzendsten Weise in die Fusstapfen Wolff's und Pander's getreten, und dürfen dieselben sowohl wegen des Reichthums und der Vortrefflichkeit der Thatsachen als auch der Gediegenheit und Grösse der allgemeinen Betrachtungen halber unbedingt als das Beste bezeichnet werden, was die embryologische Literatur aller Zeiten und Völker aufzuweisen hat.

Die Leistungen Baer's im Einzelnen so namhaft zu machen, wie sie es verdienen, ist hier ganz unmöglich und beschränke ich mich auf folgendes. Das Thatsächliche anlangend, so geben seine Arbeiten einmal die erste vollständige und bis ins Einzelne durchgeführte Untersuchung über die Entwicklung des Hühnchens und stellen zweitens auch diejenige der übrigen Wirbelthiere in einer Weise dar, wie sie noch nicht dagewesen war, so dass er als der eigentliche Schöpfer der vergleichenden Embryologie zu betrachten ist. Wollte man v. Baer's Entdeckungen besonders hervorheben, so müsste man System für System, Organ um Organ aufzählen, indem sein Scharfblick und seine Ausdauer überall Neues zu Tage förderte und begnüge ich mich daher damit als wichtigste Funde die des wahren Ovulum der Säugethiere (*de Ovi mammal. et hominis genesi, Lipsiae* 1827), der *Chorda dorsalis* und der Entwicklung des Amnion und der serösen Hülle zu erwähnen. Ebenso gross wie in der Beobachtung war v. Baer auch in seinen Reflexionen und gebe ich in Folgendem eine kurze Skizze seiner theoretischen Auffassungen.

Nach v. Baer ist der Keim in der ersten Zeit wohl an seinen Oberflächen von verschiedener Beschaffenheit, aussen glatt, innen mehr körnig, aber nicht in Schichten spaltbar und namentlich in seinem Innern nicht differenzirt. Später erst macht sich eine Trennung in zwei Lagen bemerklich, eine animale und vegetative, in der Art, dass erst die Oberflächen sich sondern, und dann auch die anfangs in-

differente Mitte in eine obere und untere Lamelle sich spaltet, so dass dann jede Hauptlage aus zwei Schichten besteht, die animale aus der Hautschicht und der Fleischschicht und die vegetative aus der Gefässschicht und der Schleimschicht. Aus diesen Schichten entwickeln sich dann in zweiter Linie, was v. Baer Fundamentalorgane nennt (Bd. I Scholion III S. 153 und Scholion IV S. 160; Bd. II S. 67 u. flgde.), welche nach ihm die Form von Röhren haben. So bildet die Hautschicht die Hautröhre und die Röhre des centralen Nervensystems, von welch letzterer v. Baer zwar die allererste Entwicklung nicht verfolgt hat, aber doch aus guten Gründen in sehr bemerkenswerther Weise ihr Hervorgehen aus den mittleren Theilen der Hautschicht annimmt (I S. 154, 165, 166; II S. 68 Anm.). Aus der Fleischschicht entsteht die Doppelröhre des Knochen- und Muskelsystems mit der unpaaren knöchernen Axe, die Gefäss- und Schleimschicht endlich formen einmal in Verbindung mit einander die Röhre des Darmkanals und ausserdem die erstere allein die freilich verwachsende Röhre des Gekröses. Aus diesen wenigen fundamentalen Röhren entwickeln sich dann zugleich mit histologischen Sonderungen und morphologischen Differenzirungen in der äusseren Gestaltung alle späteren Organe des Körpers, in welcher Beziehung besonders hervorgehoben zu werden verdient, dass v. Baer die Sinnesorgane zur Nervenröhre, dann die Speicheldrüsen, Leber, Pancreas, Lungen zur Darmröhre, endlich das Herz, das dem Gekröse analog gesetzt wird, die Nebennieren, Schilddrüse, Thymus, Milz, Wolff'schen Körper, die ächten Nieren und die Geschlechtsdrüsen wenigstens bei den Vögeln zum Gefässblatte stellt und von demselben ableitet.

Nimmt man nun noch dazu, dass v. Baer diese einfache Darstellung des Entwicklungsplanes der höheren Thiere durch vortreffliche Auseinandersetzungen des Gesetzmässigen im Baue des fertigen Wirbelthieres, so wie durch klare schematische Zeichnungen stützte, so begreift sich leicht, dass dieselbe sehr bald den Beifall und die Anerkennung aller Forscher sich erwarb.

In der That hatte auch von Baer sozusagen Alles geleistet, was mit den ihm gebotenen Hülfsmitteln und nach dem damaligen Stande der Wissenschaft geleistet werden konnte. Das, was seinen Arbeiten fehlte, war die Zurückführung der Keimblätter und Fundamentalorgane auf die histologischen Elemente, mit andern Worten der Nachweis ihres Zusammenhanges mit den primitiven Elementarorganen oder der Eizelle und ihrer allmäligen Entwicklung aus denselben durch histiologische Sonderung. Allein dieser Nachweis konnte begreiflicherweise erst dann

gegeben werden, als im Jahre 1838 durch Schwann die Zusammensetzung des thierischen Körpers aus einfachen zelligen Elementen aufgedeckt worden war, und haben wir in der That den letzten Aufschwung unserer Wissenschaft von dieser Zeit an zu rechnen. Bevor wir jedoch auf diese neueste Epoche eingehen können, haben wir noch der anderen Leistungen kurz zu gedenken, die in die Zeit zwischen Pander und Schwann fallen.

v. Baer's Zeitgenossen.

In derselben Zeit, in der Pander und v. Baer ihre Untersuchungen anstellten, waren gleichzeitig eine grosse Anzahl anderer Forscher im Gebiete der Entwicklungsgeschichte thätig, von deren Leistungen hier nur insofern die Rede sein kann, als dieselben auf den Gang der gesammten Wissenschaft oder wichtiger Gebiete derselben einen Einfluss ausübten oder den Menschen speciell betreffen. Als wichtig sind vor Allem die Untersuchungen zu bezeichnen, die zur näheren Kenntniss des Eies führten. Im Jahre 1825 wies Purkinje das Keimbläschen im Vogeleie nach (*Symbolæ ad ovi avium historiam, Vratisl.* 1825, Gratulationsschrift an Blumenbach) und zwei Jahre später machte, wie schon angegeben, v. Baer die glänzende Entdeckung des Ovulum der Säugethiere und des Menschen in den Graaf'schen Follikeln, nachdem allerdings schon im 17. Jahrhunderte durch Regner de Graaf, im 18. durch Cruikshank und unmittelbar vor v. Baer in den zwanziger Jahren unseres Jahrhunderts durch Prévost und Dumas die Eier im Eileiter aufgefunden worden waren. Obgleich v. Baer das Keimbläschen des Säugethiereies nur unbestimmt erkannte (siehe den Commentar zu seiner *Epistola de ovi genesi* in Heusinger's Zeitschrift II, S. 125) und in der Vergleichung desselben mit dem Vogeleie nicht glücklich war, so bezeichnet sein Fund doch den Anfang einer neuen Periode für die Entwicklungsgeschichte der Säugethiere. Vervollständigt wurden diese Erfahrungen dann noch durch den bestimmteren Nachweis des Keimbläschens der Säuger durch Coste (*Recherches sur la génération d. Mammifères par Delpech et Coste, Paris* 1834 und etwas später und selbständig auch durch Wharton Jones (*London and Edinb. philos. magaz. III Series. Vol. VII.* 1835) und durch die Auffindung des Keimfleckes durch R. Wagner (Müll. Arch. 1835 S. 373; Münchner Denkschr. II, S. 531 und *Prodromus historiae generationis, Lips.* 1836.).

Entdeckung des Keimbläschens der Vögel.

Das Ovulum der Säugethiere.

Das Keimbläschen der Säuger.

Der Keimfleck.

Beobachtungen über junge Embryonen von Säugern und des Menschen.

In zweiter Linie sind aus dieser Zeit als wichtig die Erfahrungen über die erste Entwicklung der Säugethiere, dann über junge menschliche Embryonen und über die Placenta zu bezeichnen. Durch Prévost und Dumas (*Annal. des scienc. natur. Tom. III* 1824) und v. Baer (*de ovi genesi*, 1827) erhielten wir die ersten Angaben über die frühesten Anlagen des Säugethierembryo und über die Keim-

blase und den Keim, welche dann später von Coste (l. c. und *Embryogénie comparée, Paris* 1837) weiter geführt wurden, der auch zuerst die Keimblase, *Vésicule blastodermique*, genau unterschied. Menschliche Embryonen und Eihäute wurden in dieser Zeit viel untersucht und nenne ich nur die grösseren Arbeiten von Pockels (*Isis* 1825), Seiler (Die Gebärmutter und das Ei des Menschen, Dresden 1831), Breschet (*Études anatomiques sur l'oeuf humain, Paris* 1832), Velpeau (*Embryologie ou Ovologie humaine, Paris* 1833), Bischoff (Beitr. z. Lehre von den Eihüllen des menschlichen Fötus, Bonn 1834), an die sich noch viele kleinere Abhandlungen von E. H. Weber, Joh. Müller, R. Wagner, v. Baer, Wharton Jones, Allen Thomson, Eschricht und Anderen anschlossen.

Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

Die vergleichende Entwicklungsgeschichte wurde in der Zeit zwischen Pander und Schwann ausser durch v. Baer auch von vielen anderen Forschern sehr eifrig betrieben, doch verstand es keiner die allgemeine Bedeutung derselben so sehr ins Licht zu setzen wie er. Unter diesen Leistungen sind folgende als die wichtigsten zu bezeichnen.

Entdeckung der Furchung.

Erstens die Wiederentdeckung der Furchung beim Froschei durch Prévost und Dumas (*Annal. d. sc. natur. Tom. II.*) und die Auffindung derselben beim Fischei durch Rusconi (Müll. Arch. 1836) und die weitere Verfolgung dieses wichtigen Vorganges durch diese Männer und v. Baer (Müll. Archiv 1834); zweitens die Arbeiten über die Entwicklung des Skelettes durch Dugès (*Ostéologie et Myologie des Batraciens*, 1834), Rathke (*Isis* 1825 und 1827; Ueber den Kiemenapparat und das Zungenbein, Riga 1832; Ueber die Entwicklung des Schädels der Wirbelthiere, im vierten Berichte des naturwiss. Seminars in Königsberg, 1839), und Reichert (Vergl. Entwickl. des Kopfes der nackten Amphibien, Königsberg 1838); drittens endlich die Forschungen über die Bildung der Geschlechtsorgane und Drüsen durch Rathke (Beiträge z. Gesch. d. Thierwelt, 3. Abth., Halle 1825; Meckel's Archiv 1832 und Abh. z. Bildungs- und Entwicklungsgesch. I, Leipzig 1832) und J. Müller (Meckel's Arch. 1829, Bildungsgeschichte der Genitalien, Düsseldorf 1830 und *de glandularum secern. structura penitiori, Lipsiae* 1830).

Entw. des Skelettes.

Geschlechtsorgane. Drüsen.

Handbücher.

Endlich sind nun noch die allgemeinen Bearbeitungen der Entwicklungsgeschichte zu nennen, die zum ersten Male in dieser Zeit auftauchen. Es sind: das Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen von Valentin, Berlin 1835, ein mit grossem Fleisse und an der Hand vielfacher eigener Erfahrungen gearbeitetes Werk und ferner die Darstellungen der Entwicklungsgeschichte in den Handbüchern von E. H. Weber (Hildebrandt's Anatomie), R. Wagner (Physiologie 1. Aufl.) und Burdach (Physiologie. 2. Aufl. 1837, Bd. II.).

§ 4.

Von Schwann bis auf unsere Tage.

So mannigfache Bereicherungen auch alle am Schlusse des vorigen § aufgeführten Arbeiten und manche andere noch der Entwicklungsgeschichte brachten, so ist doch unter allen denselben keine zu finden, die in allgemeiner Beziehung auch nur von Ferne mit dem v. Baer'schen Werke verglichen werden könnte, und die im Stande gewesen wäre, die Wissenschaft im Ganzen wesentlich weiter zu führen, als es durch Pander und v. Baer geschehen war. Nichts zeugt vielleicht mehr für die Grossartigkeit der Leistungen namentlich v. Baer's, als dass es des gänzlichen Umschwunges bedurfte, der durch Schwann in allen anatomischen Wissenschaften eintrat, um auch die Entwicklungsgeschichte in eine neue Phase zu bringen. Nachdem aber einmal die elementäre Zusammensetzung der Thiere und zwar vor Allem durch die Untersuchung der embryonalen Gewebe durch den genannten Forscher fest begründet war, stellte sich bald für alle denkenden Beobachter als die fernere Aufgabe der Entwicklungsgeschichte die heraus, einmal die Pander-Baer'schen Blätter des Keimes auf ihre histologische Zusammensetzung zu ergründen und ihre Entwicklung aus der ursprünglichen Eizelle zu verfolgen und zweitens auch ihre Betheiligung an der Bildung der Organe auf die Leistungen ihrer morphologischen Elemente zurückzuführen, und sehen wir auch, dass vom Jahre 1839 an die meisten Forscher mehr weniger bewusst und entschieden auf dieser, allerdings schwierigen Bahn vorzudringen sich bemühen. Wollen wir übrigens ein klares Bild von den sehr zahlreichen Arbeiten dieser letzten Epoche gewinnen, so müssen wir dieselben nothwendig nach ihrer verschiedenen Richtung auseinanderhalten und die Leistungen, die einfach als Bereicherungen des Thatsächlichen erscheinen, von denen sondern, denen eine allgemeine Bedeutung zukommt.

Schwann's Einfluss auf die Entwicklungsgeschichte.

In letzterer Beziehung waren es vor Allem zwei Fragen, die die Forscher beschäftigten und zwar einmal die erste Bildung der Formelemente der Embryonen und ihre Beziehungen zu denen der ausgebildeten Organismen und zweitens die Keimblätter und ihre Umgestaltungen.

Zunächst wurde die Erforschung der Furchung des Dotters die Hauptaufgabe. Abgesehen von einer grossen Zahl von Beobachtungen, die die grosse Verbreitung dieses Vorganges darthaten, gelang es auch bald, so schien es, das Wesentliche desselben zu er-

Genauere Erforschung der Dottertheilungen im befruchteten Eie.

fassen. C. Th. v. Siebold war der erste, der in den Theilstücken des Dotters (den sog. Furchungskugeln) der Rundwürmer ein helles Bläschen entdeckte (Burdach's Phys. 2. Aufl. Bd. II.), von dem dann sein Schüler Bagge (*de evolutione Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatae, Erlangae* 1841) nachwies, dass es immer vor der Theilung der Furchungskugeln in zwei zerfällt, Beobachtungen, die von mir bestätigt und dahin erweitert wurden, dass diese Bläschen, die ich aus hier nicht zu erörternden Gründen erst Embryonalzellen nannte (Ueber die ersten Vorgänge im befruchteten Ei, Müll. Arch. 1843) und später für gewöhnliche Kerne erklärte (Entwicklung der Cephalopoden, Zürich 1844), noch ein Körperchen, gleich dem Nucleolus enthalten, welches übrigens vor mir auch schon von Rathke gesehen worden war (Fror. Notizen 1842 Nr. 517), worauf ich dann sowohl für die sogenannte totale als die partielle Furchung, die ich zuerst an den Cephalopoden auf ihre Ursachen verfolgte, die Theorie aufstellte, dass diese Vorgänge eine Art Zellentheilungen seien, welche Deutung allgemeiner Anerkennung sich zu erfreuen hatte.

Erste Zellenbildung im Embryo und ihre Beziehungen zur Furchung.

Gleichzeitig mit der Erforschung des eigentlichen Wesens der Furchung wurde auch die Frage nach ihrer Bedeutung für die Bildung des Embryo und seiner Elemente in Angriff genommen. Bischoff (Kaninchenei) und noch bestimmter Reichert (Entwicklungsleben im Wirbelthierreich 1840) wiesen nach, dass die Furchungskugeln später zu Zellen sich gestalten und zeigte namentlich der letzte Autor, dass beim Frosche die Elemente aller Organe die Abkömmlinge der Furchungszellen sind. Doch vermochte diese Auffassung anfänglich nicht durchzudringen, da Vogt im Jahre 1842 in seinen Arbeiten über die Entwicklung des Alytes und Coregonus in vollem Gegensatze hierzu den Satz aufstellte und im Einzelnen durchzuführen versuchte, dass die Furchungskugeln später sich auflösen und die ersten Zellen der Embryonen frei in dem hierdurch entstandenen flüssigen Bildungsmateriale (Cytoblasteme, Schwann) sich bilden. Bei dieser Sachlage war es daher für die richtige Weiterentwicklung dieser Angelegenheit wohl nicht ohne Bedeutung, dass ich in meiner Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden die Unhaltbarkeit der Vogt'schen Lehren darthat und namentlich auch an einem Geschöpfe mit partieller Furchung zum ersten Male den ganzen Ablauf derselben und ihren Zusammenhang mit der späteren Zellenbildung verfolgte. Es wurde so durch Reichert und noch bestimmter durch mich der wichtige Satz ausgesprochen, dass in vollem Gegensatze zu Schwann's Annahme bei der embryonalen Entwicklung eine freie Zellenbildung nirgends sich finde, vielmehr alle Elementartheile der älteren Embryonen unmittelbare Abkömmlinge der ersten

Furchungskugel und somit der Eizelle sind, eine Aufstellung, die später auch durch Remak's zahlreiche Untersuchungen bekräftigt und vervollständigt wurde und gleich von Anfang an als Ausgangspunkt für eine ganz neue Grundanschauung der Gewebelehre sich gestaltete, so dass ich schon in der oben erwähnten Schrift dazu gelangte, mit grosser Wahrscheinlichkeit die Behauptung aufzustellen (l. c. S. 100): »dass in der ganzen Reihe der Entwicklung der thierischen Gewebe, ebenso wie bei den Pflanzen, keine Zellenbildung ausserhalb der schon vorhandenen sich finde, vielmehr alle Erscheinungen als die ununterbrochene Folge von Veränderungen ursprünglich gleichbedeutender und Alle von einem Ersten abstammender Elementarorgane aufzufassen seien.«

Durch diese im Jahre 1844 ausgesprochene Behauptung war ich, was den erwachsenen thierischen Organismus betrifft, den Erfahrungen allerdings weit voraus geeilt und wurde dieselbe dann erst viel später, nachdem in mir selbst, in Betreff ihrer allgemeinen Gültigkeit für die nachembryonalen Zustände, mehrfache Zweifel aufgestiegen waren und nachdem Remak dieselbe sich angeeignet hatte, vor allem durch Virchow's Beobachtungen im normalen und pathologischen Gebiete zur allgemeinen Gültigkeit erhoben.

Neueste Erfahrungen über die erste Zellenbildung bei Embryonen.

An diesem Stande der Dinge haben auch die neueren Erfahrungen nicht Wesentliches geändert. Was einmal die ersten Vorgänge im befruchteten Eie betrifft, so haben eine ungemein grosse Zahl von Detailuntersuchungen gelehrt, dass die Art und Weise, wie die ersten Zellen der Embryonen auftreten, bei den verschiedenen thierischen Typen nach manchen Seiten Abweichungen darbietet, dass aber doch überall die Grunderscheinung dieselbe bleibt und, wie ich diess zuerst darlegte, auf einer Zellenbildung durch die Eizelle d. h. einem Vermehrungsvorgange derselben beruht, der in der grossen Mehrzahl der Fälle mit der gewöhnlichen Vermehrung hüllenloser Zellen durch Theilung zusammenzufallen scheint. Während ich jedoch früher mit Andern den Kernen der Dottertheilstücke einen wesentlichen Einfluss auf die Theilung derselben zuschreiben zu müssen glaubte, ist diese Rolle der Kerne durch die neuesten Erfahrungen von Auerbach (Nr. 54) in Frage gestellt worden, doch haben sich den Angaben dieses Autors auch sofort die Mittheilungen von Strasburger (Nr. 233) an die Seite gestellt, welcher die Zellentheilung und Dotterfurchung doch mit der Kerntheilung in Verbindung bringt. Unzweifelhaft scheint es mir ferner, dass Contractionen des Dotterprotoplasma, auf welche ich (Gewebelehre 3. Aufl. 1859 S. 26 und Entwicklungsgeschichte 1. Aufl. 1861 S. 33) und M.

Schultze (*Observat. nonnullae de ovorum ranarum segmentatione*, 1863 aufmerksam gemacht, bei den Zellenbildungen des Eies ebenfalls eine Rolle spielen. Wesentlich Abweichendes hat bis jetzt nur Ein Forscher und zwar Götte (Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875 vorgebracht, nach welchem nach der Befruchtung (S. 98) »ein einfacher aber eigenthümlich geregelter physicalischer Process in der Dottermasse des lebensfähigen Eies sich abspielt, dessen sichtbarer Ausdruck die Theilungen der Dotterstücke und ihrer Umbildungsheerde (Götte meint das, was Andere Kerne der Dotterabschnitte heissen) sind.« So beachtenswerth nun auch der Versuch erscheinen mag, die Dottertheilung auf einfache physicalische Vorgänge zurückzuführen, so kann derselbe doch nur als misslungen angesehen werden, da Götte einmal von der ganz unbewiesenen und nicht stichhaltigen Annahme ausgeht, dass das befruchtete, ebenso wie das unbefruchtete Ei weder zum Theil noch im Ganzen eine Zelle, ein lebendiger Organismus sei und zweitens nicht beachtet hat, dass die Entwicklungsbedingungen und Entwicklungsweisen sehr vieler Eier ganz andere sind als bei Bombinator und dass das bei diesem Vorkommende zur Ableitung von Schlüssen, wie sie Götte gezogen hat, ganz ungeeignet ist. —

Die Beziehung der ersten Embryonalzellen zu den Elementartheilen der ausgebildeten Thiere anlangend, so hat die überwiegend grosse Mehrzahl der neueren Untersuchungen einfach zur Unterstützung des von Virchow, Remak und mir vertheidigten Satzes geführt, dass eine freie Zellenbildung nicht vorkomme, den Virchow zuerst bestimmt mit dem Ausspruche: *Omnis cellula e cellula* bezeichnete. Doch lässt sich nicht verkennen, dass die Entwicklung gewisser Geschöpfe immer noch manche unaufgeklärte Räthsel bietet und ist namentlich die Entwicklung der Musciden nach dieser Seite nichts weniger als aufgeklärt (Weismann, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV). —

Neueste Blättertheorien.

Im Zusammenhange mit den Entdeckungen Schwann's wurden auch die Keimblätter, die einfach nach den Lehren Pander's und v. Baer's sich einzubürgern begonnen hatten, wieder in den Kreis der Untersuchungen gezogen und trat überhaupt die Frage nach den Primitivorganen des Keimes je länger je mehr in den Vordergrund. Schon im Jahre 1840 trat Reichert mit neuen Darstellungen der Uranlagen der Embryonen auf und vervollständigte dieselben im Jahre 1843 (Entwicklungsleben im Wirbelthierreiche 1840 und Beiträge zur Kenntniss des heutigen Zustandes der Entwicklungsgeschichte 1843). Beim Frosche bildet sich nach Reichert aus dem gefurchten Dotter zu äusserst die sogenannte Umhüllungshaut, eine vergängliche epithelartige Hülle. Dann entstehen der Reihe nach, indem eine Lage Furchungskugeln nach der an-

Reichert.

dern sich organisirt, 1) die blattförmige Anlage des Centralnervensystems und zu beiden Seiten davon die Anlagen des Hautsystems; 2) die Chorda mit der blattförmigen paarigen Anlage des Wirbelsystems; 3) das Blutsystem mit dem Herz, den grossen Gefässen, der Leber, dem Pancreas und den Urnieren, endlich 4) die Anlage des Darmsystems für alle Häute des Darmkanals. Beim Hühnchen lässt Reichert aus dem Keime oder der Keimhaut des bebrüteten Eies, an der er nur Ein Blatt annimmt, ebenfalls eine vergängliche Umhüllungshaut hervorgehen. Die Anlagen für den Embryo selbst bilden sich dann der Reihe nach unter dieser, indem sie von dem sogenannten Keimhügel oder dem weissen Dotterkern (dem Kern des Hahnentritts von Pander) sich ablösen und zwar 1) die Anlage des centralen Nervensystems, 2) das *Stratum* oder die *Membrana intermedia* für alle übrigen gefässhaltigen Organe, d. h. das Wirbelsystem, das Hautsystem, das Blutsystem und das Darmhautsystem, und endlich 3) die Darmschleimhaut, d. h. die Anlage des Cylinderepithels des Darmes.

Diese Darstellung ist, obschon in mehrfacher Beziehung verfehlt, wie Remak zuerst überzeugend dargethan hat — indem namentlich die Umhüllungshaut in ihrem den Embryo bekleidenden Theile kein vergängliches Gebilde, sondern die Anlage des centralen Nervensystems und der Epidermis ist und beim Hühnchen der Keim des gelegten Eies einzig und allein die Anlage des Embryo darstellt und keine Schichten vom Dotter zu derselben hinzukommen — doch im Ganzen als ein sehr wesentlicher Fortschritt zu betrachten. Reichert ist der erste, der die blattförmigen primitiven Anlagen des Embryo vom histologischen Gesichtspunkte aus genauer untersuchte und hat er mit Hülfe des Mikroskopes die Schichten viel bestimmter festgestellt, als es v. Baer bei dem damaligen Standpunkte der feineren Anatomie möglich war. Die Lagen, die er beim Frosche und besonders beim Hühnchen findet, sind, wenn man von den Deutungen und den Angaben über ihre Entstehung absieht, im Wesentlichen dieselben, die auch die neueren Autoren annehmen und wird man immerhin sagen dürfen, dass Reichert, wenn auch nicht in der Deutung und Herleitung, doch wenigstens mit Bezug auf die Lagerung und Zahl der Blätter des Keimes, der Wahrheit sehr nahe gekommen ist.

Remak. Auf Reichert's Untersuchungen fussend, gelang es dann Remak beim Hühnchen und z. Th. beim Frosche eine Darstellung der embryonalen Primitivorgane zu geben, welche als eine fast nach allen Seiten vollendete bezeichnet werden darf, wie denn überhaupt die Arbeit dieses Autors (Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere 1. Heft 1850; 2. Heft 1851; 3. Heft 1855) mit den Untersuchungen v. Baer's

als die gediegenste und vollkommenste der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts erscheint. Nach Remak besteht die Keimhaut des Hühnchens am gelegten Eie aus zwei Schichten, zu denen dann noch ein mittleres Blatt hinzukommt, welches von dem ursprünglichen unteren Blatte sich abzweigt. Aus diesen 3 Keimblättern entstehen alle Organe und Systeme des Körpers und zwar liefert das äussere oder sensorielle Keimblatt die Epidermis und das centrale Nervensystem, ausserdem die Linse im Auge, das Epithel der Gehörblase, die zelligen Elemente aller Hautdrüsen, die nervösen Apparate des Auges sammt der Aderhaut und den nervösen Theil des Geruchsorgans. Aus dem mittleren oder motorisch-germinativen Blatte entstehen das Knochen- und Muskelsystem, sowie die peripherischen Nerven, ferner alle bindegewebigen Theile und Gefässe mit Ausnahme derer des centralen Nervensystems, die sogenannten Blutgefässdrüsen, die Urnieren und die Geschlechtsdrüsen. Aus dem innern Keimblatte endlich oder dem Darmdrüsenblatte lässt Remak das gesammte Darmepithel hervorgehen, ferner die Epithelien aller Darmdrüsen (Lungen, Leber, Pancreas etc.) sowie der Nieren. — Somit besteht nach Remak im Allgemeinen der Keim aus zwei epithelialen Blättern und einer Bindegewebe, (Knorpel, Knochen), Gefässe, Muskeln und Nerven enthaltenden mittleren Lage, die in Verbindung mit den beiden anderen Lagen die Haut und die Schleimhäute und alle Drüsen liefert, eine Aufstellung, bei welcher allerdings einige Ausnahmen das Gesammtbild trüben, wie die, dass das äussere Keimblatt auch die Gefässe der nervösen Centralorgane und der Aderhaut liefere und das mittlere Keimblatt Nerven und Drüsenepithelien (Urnieren, Sexualdrüsen). Nichts destoweniger wurde die Remak'sche Keimblättertheorie allgemein mit grossem Enthusiasmus aufgenommen, und mit Recht, denn dieselbe verbreitete zuerst ein helleres Licht über den Bau und die Verwerthung der Keimblätter und die histologischen Beziehungen derselben zu den Organen und Systemen des fertigen Organismus.

Nachfolger Remak's.

Alle weiteren Forschungen schlossen sich nun zunächst an Remak und an das Geschöpf an, das auch für ihn als Ausgangspunct gedient hatte, das Hühnchen, doch trat nach und nach auch die Embryologie der Fische und Amphibien in den Vordergrund, wogegen die der Reptilien und Säuger nur wenige Bearbeiter fand.

Beim Hühnchen ging das Bestreben vor Allem auf Ergänzungen und Erweiterungen der Remak'schen allgemeinen Angaben und verdienen vor Allem jene Untersuchungen der Erwähnung, die mit der Entstehung der Keimblätter sich befassten. Remak hatte seine Forschungen mit dem gelegten Eie begonnen und sich um die Herkunft der

Keimscheibe nicht bekümmert. Es war daher eine wichtige Leistung, als Coste am Eie im Eileiter die Furchung entdeckte (*Comptes rendus* 1848) und durch gute Abbildungen versinnlichte, welchen Vorgang dann Oellacher und zum Theil auch Götte (M. Schultze's Archiv X) näher ins Einzelne verfolgten. Gleichzeitig mit diesen Forschungen tauchten zahlreiche Untersuchungen über die Bildung der Keimblätter auf, welche Remak etwas aphoristisch behandelt hatte. Namentlich war das mittlere Keimblatt Gegenstand vieler Studien, wobei die grosse Mehrzahl der Forscher auf den Standpunct Remak's sich stellte, nach welchem die Keimscheibe des gelegten Eies allein aus sich den Embryo entwickelt, und der ganze übrige Dotter Nahrungsdotter ist, während einzig und allein His (Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes, Leipzig 1868) eine neue Bahn einschlug, die, wenn sie als richtig sich ergäbe, nicht nur die Bildung der Keimblätter aufklären, sondern auch der ganzen Embryologie eine neue Grundlage geben würde. Der Grundgedanke von His ist der, dass der Embryo des Hühnchens nicht einzig und allein aus der Keimscheibe des gelegten Eies sich aufbaut, wie fast alle Embryologen vor ihm angenommen hatten, sondern auch aus einem Theile des weissen Dotters. Aus der Keimscheibe entwickelt sich nach His das gesammte Nervengewebe, das Gewebe der quer gestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der (ächten) Epithelien und der Drüsen. Aus den Elementen des weissen Dotters geht das Blut hervor und das Gewebe der Bindesubstanz. Die erstere Anlage nennt His Hauptkeim oder Archiblast, und nach seiner hervorragendsten physiologischen Leistung Neuroblast; die zweite heisst Nebenkeim oder Parablast, auch Haemoblast. Diese neue Lehre, die auf neue Studien über die Entwicklung der Primitivorgane des Keimes sich gründet, suchte His auch noch dadurch zu stützen, dass er den Nachweis versuchte, dass auch der weisse Dotter des Hühnereies aus Zellen besteht, und dass das ganze Ei aus einer doppelten Quelle stammt. Nach den Auseinandersetzungen von His ist nämlich beim Hühnereie das Keimbläschen und das Material der Keimschicht archiblastischen Ursprunges, und hat den Werth einer Drüsenzelle, während der Dotter von parablastischen Theilen, d. h. von eingewanderten Bindesubstanzzellen des Eierstockes, abstammt.

Entdeckung der partiellen Furchung des Hühnereies durch Coste.

Keimblätter-theorie von His.

Im Einzelnen fasst His die erste Entwicklung folgendermassen auf. Die Keimscheibe des gelegten befruchteten Eies, die in allen Theilen kernhaltige Zellen zeigt, besteht aus einem oberen Keimblatte, wogegen ein ausgebildetes unteres Keimblatt in der Regel fehlt, und statt dessen

zahlreiche, von der unteren Fläche des oberen abgehende Stränge und zapfenförmige Fortsätze sich finden, die netzförmig untereinander sich verbinden (subgerminale Fortsätze), auch häufig bogenförmig zusammenhängen. Im Bereiche des dunklen Fruchthofes, dringen diese Fortsätze in eine der Keimscheibe fester anhaftende Masse weissen Dotters, den sogenannten Keimwall ein, auch können dieselben vom innern Rande des Keimwalles aus auf den Boden der unter der Mitte der Keimschicht befindlichen Höhle (Keimhöhle) übergehen.

Mit der Bebrütung entsteht durch Vergrösserung und Vereinigung der subgerminalen Fortsätze ein zusammenhängendes unteres Keimblatt, welches jedoch bald vom oberen Keimblatte sich löst mit Ausnahme der Gegend des Primitivstreifens oder Axenstreifens His', woselbst eine beide Blätter verbindende Zellenmasse sich findet, die Axenstrang genannt wird. Später entwickeln beide Keimblätter, seitlich vom Axenstrange, jedes noch Eine Schicht, die Muskelplatten oder Nebenplatten, von denen die eine die obere oder animale, die andere die untere oder vegetative heisst. Die diesen Muskelplatten anliegenden Theile des oberen und des unteren Keimblattes nennt His oberes und unteres Grenzblatt (Hornblatt und Darmdrüsenblatt Remak). Somit besteht das Blastoderma, soweit es aus dem Archiblasten hervorgeht, schliesslich aus dem Axenstreifen in der Mitte, in dem beide Keimblätter zusammenhängen, und seitlich aus vier Lagen, je einem Grenzblatte und einer Muskelplatte, von denen die einen der animalen und die anderen der vegetativen Sphaere angehören.

Bezüglich der Verwerthung dieser Primitivlagen für die Bildung der späteren Theile meldet His (l. c. S. 43 und Zusätze und Berichtigungen zu S. 43) folgendes:

Das obere Keimblatt liefert das cerebrospinale Nervensystem, die animalen Muskeln und die Epidermis mit ihren Abkömmlingen.

Das untere Keimblatt liefert die glatte Muskulatur des Körpers, sowie die Epithelien und Drüsen der innern Schleimhäute.

Der Axenstreifen endlich, nach Abzug der Anlage des centralen Nervensystems, oder der Axenstrang enthält nach His reichlichere Elemente des oberen als des unteren Keimblattes, ja gehört vielleicht jenem ausschliesslich an. Derselbe erzeugt den N. sympathicus, die Wolff'schen Körper, die Sexualdrüsen, die ächten Nieren, die *Chorda dorsalis* und die *Hypophysis cerebri*.

Zu diesen Lagen kommt dann noch als Product des Nebenkeimes das Gefässblatt, welches zwischen die untere Muskelplatte und das untere Grenzblatt sich eindrängt. Von da aus gelangt dasselbe bis zum

Axenstrange, und sendet schliesslich seine Ausläufer in alle Zwischenräume zwischen den Theilen des Hauptkeimes.

Soweit His. Fragen wir nun nach der Tragweite seiner Darstellungen, so ergeben sich nach meinen Erfahrungen für seine Auffassung der Keimblätter, die namentlich durch die Beseitigung eines mittleren Keimblattes von derjenigen von Remak abweicht und mehr an v. Baer sich anschliesst, keinerlei genügende Gründe, wie diess später des Näheren dargelegt werden wird. Aber auch seine Hypothese von zwei Keimen, dem Haupt- und Nebenkeime, ist eine Neuerung, die bis jezt keine Zustimmung gefunden hat. Zwar ist zuzugeben, dass die von His in geistreicher Weise nach verschiedenen Seiten ausführlich beleuchtete Annahme von einer besonderen Entstehung des Bindegewebes und des Blutes viel Bestechendes hat, so dass man fast bedauert, dieselbe nicht unterstützen zu können; auch muss anerkannt werden, dass His mit Bezug auf Einen sehr wichtigen Punkt, nämlich die selbständige Entstehung der Gefässanlagen im dunklen Fruchthofe und ihr centripetales Hereinwachsen in den Embryo im Rechte zu sein scheint (man vergl. auch His, Unters. ü. d. Ei u. d. Eientwickl. bei Knochenfischen, Leipzig 1872 S. 37, 50 bes. S. 44); was dagegen die Betheiligung des weissen Dotters an der Bildung der Gefässe und des Blutes anlangt, so haben H. Virchow und ich gegen His uns aussprechen müssen, indem wir bei möglichst sorgfältiger Untersuchung der Entstehung der Keimblätter im Hühnereie zu dem Ergebnisse gelangten, dass kein Theil des weissen Dotters an der Bildung des Blastoderma sich direct betheiligt und namentlich der Keimwall von His ein Theil des gefurchten Keimes ist (Zur Entw. d. Keimblätter im Hühnereie, Würzb. Verhandl. N. F. Bd. VIII 1875 u. Nr. 254). Ausserdem sind auch eine Reihe anderer Forscher, wie Waldeyer, Peremeschko, Oellacher, Stricker, Klein, Götte mehr weniger bestimmt gegen His aufgetreten; ich muss jedoch His beistimmen, wenn er (Ei der Knochenfische) die Angaben der erstgenannten Autoren theils als nicht unmittelbar gegen seine Hypothesen gerichtet, theils als nicht beweisend erachtet. Götte stimmt in Einem wichtigen Punkte scheinbar mit His überein, indem auch er eine Betheiligung des weissen Dotters an der Bildung des Blastoderma, ja selbst an der Blutbildung annimmt; was Götte im Auge hat, sind jedoch beschränkte Theile des Bodens der Keimhöhle, die er für weissen Dotter erklärt und die nach ihm an der Furchung sich mitbetheiligen und später als sogenannte Dotterzellen das Blut liefern. (Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnereie, in Schultze's Arch. Bd. X, S. 156, 183) und ist er weit entfernt wie His eine unmittelbare Betheiligung des weissen Dotters an der Bildung des Keimes anzunehmen und die Elemente des weissen Dotters für Zellen zu erklären.

Neueste Keimblättertheorien.

Von der Grundanschauung ausgehend, dass nur die Keimschicht den Embryo liefere, haben eine bedeutende Anzahl von Forschern die Entwicklung der Keimblätter im Hühnereie studirt und von Remak mehr weniger abweichende Darstellungen gegeben. Da diese ganze Frage im speciellen Theile ausführlich behandelt werden wird, so erwähne ich nur kurz die wichtigsten neuen Aufstellungen, die sich alle um das mittlere Keimblatt drehen. Es sind folgende: 1) das mittlere Keimblatt entsteht centripetal durch Einwanderung der Furchungskugeln zwischen die beiden anderen Keimblätter vom Rande des Blastoderma her (Peremeschko, Stricker, Oellacher, Klein, Balfour, Foster; 2) das mittlere Keimblatt entsteht centripetal durch eine Wucherung des Randes der Keimschicht, des sog. Keimwulstes (Götte); 3) das mittlere Keimblatt bildet sich durch eine Wucherung der mittleren Theile des Ectoderma, die selbständig wird und centrifugal weiter wächst (ich).

Ausserdem kann nun noch erwähnt werden, dass auch die Blätterbildung im Ei der Fische und Amphibien von einer Reihe von Autoren sorgfältig untersucht wurde, unter denen Kupffer, Oellacher, Götte, His, Balfour vor Allem genannt zu werden verdienen, wogegen das Ei der Säugethiere nach dieser Richtung in der embryologischen Literatur nur durch wenige fragmentarische Mittheilungen vertreten ist. Und doch besitzt ein Forscher, Hensen, schon seit langem eine schöne Reihe von Erfahrungen, vor Allem über das Kaninchenei, das er zuerst an Quer- und Längsschnitten untersuchte, welche in nächster Zeit in extenso veröffentlicht werden wird.

Entwicklungsgesetze.

Die Leistungen der neueren Embryologie mit Bezug auf allgemeine Fragen beschränken sich nun übrigens nicht nur auf das Studium der Zellenbildung aus dem Ei und die Bildung der Keimblätter, vielmehr hat die Forschung auch noch einen höheren Flug genommen und sich an die Ermittlung der eigentlichen Entwicklungsgesetze und der letzten Gründe der Formbildung gewagt. Wie bereits in der Einleitung auseinandergesetzt wurde, hat auf der einen Seite der Darwinismus durch seinen eifrigsten Vertreter E. Haeckel nachzuweisen versucht, dass die Ontogonie nichts anderes sei, als eine kurze Recapitulation der Phylogonie und dass dieselbe einzig und allein aus dieser sich erkläre. (Anthropogenie, Leipzig 1874.) Anpassung und Vererbung sind die Triebfedern der Stammesgeschichte und da jedes einzelne Wesen in seiner Entwicklung nur die Stammesgeschichte wiederholt, so kann man auch einfach sagen »die Phylogenese sei die mechanische Ursache der Ontogenese«. Die Einseitigkeit dieser Lehre ist schon oben nachgewie-

sen, zugleich aber auch anerkannt worden, dass dieselbe nach gewissen Seiten Berechtigung besitzt und in wie weit sie auf eine solche Anspruch machen kann.

Ganz anderer Art ist der Versuch von His, die ganze Ontogonie auf mechanische Verhältnisse zu begründen, dem wir schon in seinem grossen Werke begegnen und der in einer eben erschienenen Schrift (Unsere Körperform, Leipzig 1875) neuerdings mit Energie vertheidigt wird. Die Hypothese von His, dass der ganzen Entwicklung des Körpers verhältnissmässig sehr einfache mechanische Momente (Spannungen von elastischen Platten in Folge wechselnder Wachsthumsgrössen gewisser Theile, Faltungen derselben in Folge von Widerständen u. s. w.) zu Grunde liegen, verdient nicht blos desshalb alle Beachtung, weil sie der erste Versuch ist, die Formbildung im Sinne der neueren Naturforschung logisch zu begründen, sondern weil sie auch unstreitig viel Wahres an sich trägt. Und wenn auch His meiner Ueberzeugung nach das innere und letzte Moment aller Entwicklung, das Wachsthum der Elementartheile, viel zu wenig in den Vordergrund gestellt hat, so wird doch jeder Embryologe nicht umhin können, anzuerkennen, dass die mechanische Seite der Entwicklungsvorgänge bisher viel zu wenig gewürdigt worden ist und es His danken, dass er zu erneutem Studium derselben die Anregung gegeben hat.

Endlich hat auch Götte die allgemeineren Fragen zum Gegenstande weitläufiger Erörterungen gemacht und physicalische Vorgänge z. Th. im Sinne von His, z. Th. in eigenthümlicher Weise als die Grundphänomene jeder Entwicklung hingestellt, so jedoch, dass es ganz unmöglich ist, die Anschauungen dieses Gelehrten in Kürze wiederzugeben und ich auf spätere Darstellungen verweise. —

Es bleibt mir nun noch übrig, die wichtigeren Einzeluntersuchungen und übersichtlichen Darstellungen aus der Zeit nach Schwann namhaft zu machen:

Grössere Arbeiten haben geliefert[1]):

a. Ueber den Menschen.

1. Erdl, Die Entwicklung der Leibesform des Menschen, Leipzig 1846. Mit guten Abbild. des Aeusseren menschlicher Embryonen.
2. Coste, Histoire générale et particulière du développement des corps organisés 4 Fascicules, 1847—1859. Pl. I—XII. Enth. d. schönsten Darstell. junger menschl. Embryonen, der Eihüllen u. d. Uterus gravidus, die bis jetzt erschienen sind.

---

1) Die folgenden Werke werden im Texte nur unter den vorgesetzten Nummern citirt werden.

3. Reichert, Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande. Berlin 1873. (Abh. d. Berl. Akad.)

b. Ueber die Säugethiere.

4. Barry, Researches on Embryology. First Series, Philos. Transact for 1838 Part. II. Second Series ibid. 1839 Part. II. Third Series ibid. 1840. — Untersuchungen über die erste Entwicklung des Kaninchens, die nebst manchem Guten auch viele nicht stichhaltige Angaben enthalten.

4a. Hausmann, Ueber die Zeugung und die Entstehung des wahren weiblichen Eies bei den Säugethieren und beim Menschen. Hannover 1840.

5. Bischoff, Entwicklungsgeschichte des Kaninchencies. Braunschweig 1842.

5a. —— Entwicklungsgeschichte des Hundeeies. Braunschweig 1845.

5b. —— Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Giessen 1852.

5c. —— Entwicklungsgeschichte des Rehes. Giessen 1854.

Bischoff hat das grosse Verdienst, die erste zusammenhängende Untersuchung über die frühesten Gestaltungen des Säugethierembryo's gegeben zu haben und sind seine beiden ersten Arbeiten namentlich die Hauptbasis für unsere Deutungen der frühesten menschlichen Zustände.

6. Reichert, Entwicklung des Meerschweinchens. Abh. der Berl. Akad. 1862.

7. Bréschet, Recherches anatom. et physiol. sur la gestation des quadrumanes. Mémoires de l'Acad. d. Scienc. de Paris. Tom. XIX p. 401—490, 14 Planches. Das einzige Werk, das von den Eihäuten der Affen handelt.

c. Ueber die Vögel.

8. Reichert, Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreiche. Berlin 1840.

9. Remak, Untersuch. über die Entwickl. der Wirbelthiere. Berlin 1850—1855.

10. Erdl, Entwicklung der Leibesform des Hühnchens. Leipzig 1845.

11. Coste, Histoire générale Pl. I. II. (Furchung des Vogeleies.)

12. W. His, Untersuch. über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

13. E. Dursy, Der Primitivstreif des Hühnchens. Lahr 1866.

d. Ueber die Amphibien.

14. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.

14a. —— Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.

14b. —— Ueber die Entwicklung der Krokodile. Braunschweig 1866.

Alle embryologischen Arbeiten Rathke's zeugen von der feinsten Beobachtungsgabe und grossem Fleisse und reihen sich würdig denen der ersten Forscher an. Aus diesem Grunde ist vor Allem die erste Schrift eine wahre Fundgrube für die Lehre von der Entwicklung der Organe.

15. Reichert, Entwicklungsleben im Wirbelthierreiche, 1840.

15a. —— Vergl. Entwicklung des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

16. C. Vogt, Unters. über die Entwicklung der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). Solothurn 1842.

17. M. Rusconi, Histoire naturelle, développement et métamorphoses de la Salamandre terrestre. Paris 1864.

18. H. J. Clark, Embryology of the turtle in Agassiz Contributions to the natural history of the united States of N. America. Vol. II. Part. III 1857.

19. A. Lereboullet, Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la truite, du lézard et du limnée. Paris 1863.
20. Stricker, Entwicklungsgeschichte von Bufo cinereus, im Sitzungsber. der Wiener Akademie 1860.
21. M. Schultze, Observat. nonnullae de ovorum ranarum segmentatione. 1863.
22. v. Bambecke, Recherches sur le développement du Pélobate brun in Mem. der belg. Academie. T. XXXIV. 1868.
23. C. Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere, mit Atl. von 22 Tafeln. Leipzig 1874. Ein Prachtwerk mit einer Fülle neuer Thatsachen und vielen allgemeinen Betrachtungen.

e. Ueber die Fische.

24. Vogt, Embryologie des Salmones. Neuchatel 1842.
25. Aubert, in Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 1853 S. 99, VII 1856.
26. Lereboullet, l. s. c. (Forelle.)
26a. —— Sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse in Mém. d. Sav. étrang. 1853 und in Ann. d. sc. nat. 4. Ser. Tom. 1. 2. 1855.
27. —— Recherches sur les monstrosités du brochet. Ibid T. XX.
28. Leydig, Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwickl. der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
29. M. Schultze, Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri in Verhandl. d. Ges. d. Wissensch. zu Harlem 1856, auch in Fror. Notizen 1858 Bd. II S. 321.
30. K. B. Reichert, Beobachtungen ü. d. ersten Blutgefässe und deren Bildung bei Fischembryonen, in den Studien des phys. Instituts v. Breslau 1858.
31. C. Kupffer, Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische, in M. Schultze's Arch. 1868.
32. Oellacher, Beitr. zur Entwickl. der Knochenfische, in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII 1872.
33. Owsjannikow, Entwicklung des Petromyzon fluviatilis, in Bulletins de l'Académie de Petersbourg. Bd. 14, S. 325. 1870.
33a. —— Ueber d. ersten Vorgänge d. Entw. in den Eiern von Coregonus lavaretus, in Bull. d. Petersburger Akad. Bd. 19, S. 225. 1873.
34. Kowalewsky, Owsjannikow und N. Wagner, Die Entwicklungsgesch. der Störe, in Bulletin de l'Acad. de Petersbourg. Bd. 14 (1870) S. 317.
35. J. Gerbe, in Journal de l'Anatomie 1872. pg. 609. Pl. 20—22. (Furchung des Rocheneies.)
36. Götte, Der Keim des Forelleneies, in M. Schultze's Archiv 1873.
37. Kowalewsky, Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, in Mem. de l'Acad. de Petersbourg. VII. Serie, Tom. XI.
38. His, Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873.
39. —— Unters. ü. d. Entwickl. von Knochenfischen, in Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte von His und Braune. Bd. I 1875, S. 1.
Balfour, F. M., In Quart. Journ. of Microsc. Scienc. Oct. 1874. Pg. 323, Pl. 13—15. (Entwicklung der Elasmobranchier.)

Von Handbüchern und übersichtlichen Darstellungen nenne ich:

40. Bischoff, Entwicklungsgesch. d. Säugethiere u. des Menschen. Leipzig 1842. Ein vortreffliches Buch mit Hinsicht auf das Morphologische.

41. —— Artikel »Entwicklungsgeschichte« in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I.

J. Müller in seinem Handbuche der Physiologie.

R. Wagner und Funke in ihren Handbüchern der Physiologie.

R. Wagner, Icones physiologicae. 1. Aufl.

42. A. Ecker, Icones physiologicae. 2. Aufl. 1851—1859. Taf. XII—XXXI. Ausgezeichnete bildliche Darstellungen vor Allem zur Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Longet in seinem Traité de physiologie II.

43. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861.

Klein in Handbook of the physiolog. laboratory by Klein, Burdon-Sanderson, M. Foster and L. Brunton. London 1873, p. 147—157. Pl. 71—78.

44. S. L. Schenk, Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874.

Brücke, Vorlesungen über Physiologie. Bd. II, S. 243—321. Wien 1873.

45. M. Foster und Fr. M. Balfour, The elements of embryology. Part. I. London 1874. Enthält eine gute, z. Th. auf eigene Untersuchungen gegründete Darstellung der Entwicklung des Hühnchens.

46. E. Haeckel, Anthropogenie. Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1874. Darstellung der Ontogonie und Phylogonie des Menschen im Lichte des Haeckel'schen Darwinismus.

47. W. His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875. Geistreiche Darstellung der His'schen mechanischen Entwicklungstheorie u. Bekämpfung d. Haeckel'schen ontogenetischen Anschauungen.

Ausserdem sind noch zu erwähnen die ganz ausgezeichneten plastischen Darstellungen aus Wachs zur Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere, welche Herr Dr. A. Ziegler in Freiburg im Br. unter der Leitung von A. Ecker, W. His und W. Manz ausgeführt hat.

Im Folgenden führe ich nun noch die wichtigsten embryologischen kleineren Abhandlungen und Monographien an, die im Texte, ebenso wie die früher genannten grösseren Arbeiten, nur unter der betreffenden Nummer angeführt sind:

48. Afanasieff, Zur Entwicklung des embryonalen Herzens, in Bull. de l'Acad. de Petersbourg. Tome 13. 1869. p. 321—335, mit 1 Tafel.

49. —— Ueber die Entwicklung der ersten Blutbahnen im Hühnerembryo. Wiener Sitzungsber. 1866.

50. Ammon, Die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe's Arch. für Ophthalmologie. Bd. IV, Abth. I. Berlin 1858.

51. Arnold, J., Beschreibung einer Missbildung mit Agnathie und Hydropsie der gemeinsamen Schlundtrommelhöhle. Virchow's Archiv. Bd. 38.

52. Arnold, J., Ein Beitrag zur normalen und pathologischen Entwicklungsgesch. d. Vorhofscheidewand des Herzens. Virchow's Archiv 1870. Mit 1 Tafel.
53. —— Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Auges. Heidelberg 1874.
54. Auerbach, L., Organologische Studien. Heft I u. II. 1874.
55. Balbiani, M., Sur la constitution du Germe dans l'Oeuf animal avant la fécondation, in Compt. rendus, 1864. T. 58, p. 584, 621 (ein Auszug mit 3 Fig. in der Uebersetzung von Frey's Histologie durch Ranvier, p. 103).
56. Babuchin, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges, in Würzburger Verhandlungen. Bd. IV, p. 83. 1863.
57. —— Vergleichend histologische Studien nebst einem Anhange zur Entwicklungsgeschichte der Retina. Würzburger naturwiss. Zeitschr. Bd. V. 1865.
58. Baer, v., Die Metamorphose des Eies der Batrachier vor der Erscheinung des Embryo, in Müller's Archiv 1834.
59. Balfour, F. M., The Development and Growth of the layers of the Blastoderm.
60. —— On the Disappearance of the primitive Groove in the Embryo Chick.
61. —— The Development of the Blood-vessels of the Chick. Alle drei Abhandlungen in Studies from the Physiological Laboratory in the University of Cambridge. I. 1873 und Microsc. Journal 1873.
62. —— A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. Quarterly Journal of Microscopical Science Oct. 1874.
63. Bambecke, Ch. v., Premiers effets de la fécondation sur les oeufs de poissons; sur l'origine et la signification du feuillet muqueux ou glandulaire chez les poissons osseux. Compt. rend. LXIV. 1872.
64. —— De la présence du noyan de Balbiani dans l'oeuf des poissons osseux, in Bulletin de la Société de médecine de Gand. 1873.
65. —— Sur les trous vitellins, que présentent les oeufs fécondés des amphibies, in Bulletins de l'Academie de Belgique. 2. Serie. Tom. XXX. No. 7. 1870.
66. Banks, W. M., On the Wolffian bodies of the foetus and their remains in the adult. Edinburgh 1864.
67. Barkau, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Batrachier. Wiener Sitzungsber. 1866. Bd. LIV.
68. Barth, Beitrag zur Entwicklung der Darmwand. Wiener Sitzungsber. 1868.
69. Beneden, Ed. van, De la distinction originelle du Testicule et de l'Ovaire, in Bulletins de l'Acad. de Belgique. Bd. 37. 1874.
70. —— Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bruxelles 1870. 12 Tafeln.
71. Bergmann, Die Zerklüftung und Zellenbildung im Froschdotter. Müller's Archiv 1841.
72. —— Zur Verständigung über die Dotterzellenbildung. Müller's Arch. 1842.
73. Bidder, A. A., De cranii conformatione. Dorpati 1847.
74. Bidder u. Kupffer, Untersuchungen über das Rückenmark. Leipzig 1857.
75. Bischoff, Th. L. W., Beiträge zur Lehre von den Eihüllen. Bonn 1833.
76. —— Ueber die Bildung des Säugethiereies und seine Stellung in der Zellenlehre. Sitzber. der k. bayr. Akademie. 1863. Bd. I. p. 242.
77. —— Artikel «Entwicklungsgesch.» in R. Wagner's Handwörterb. d. Physiologie.
78. —— Geschichtliche Bemerkungen zu der Lehre von der Befruchtung und der ersten Entwicklung des Säugethiereies. Wiener medicin. Wochenschrift Nr. 8. 9. 1873.

79. Bischoff, Die Ranzzeit des Fuchses und die erste Entwicklung seines Eies. Sitzungsber. d. k. bayr. Akademie d. Wissensch. 1863. II. S. 44.
80. —— Bemerkung über den Ort der Befruchtung der Säugethiereier, in Zeitschrift f. rat. Med. 1865. Bd. 23, S. 268.
81. Bornhaupt, Th., Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867.
82. Borsenkow, Genitalanlage des Hühnchens. Bulletin de la société imp. des naturalistes de Moscou. 1871.
83. Böttcher, Bau und Entwicklung der Schnecke, in Denkschriften d. kaiserl. Leop. Carol. Akad. d. Wissenschaften. Bd. 35.
84. Bütschli, O., Beiträge zur Kenntniss der frei lebenden Nematoden, in Nova Act. Nat. Cur. Bd. 36, No. 5. 1873 und Erste Entwicklungsvorgänge im befrucht. Ei von Nematoden, in Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 25, S. 201.
85. Callender, G. W., The formation and early growth of the bones of the human face, in Philos. Trans. Vol. 159. 1870.
—— The formation of the subaxial arches in man, ibidem. Vol. 161. 1870.
86. Cramer, Beitrag zur Kenntniss der Bedeutung und Entwicklung des Vogeleies. Verhandl. d. physic.-med. Gesellsch. in Würzburg. 1868.
87. Dareste, Recherches sur la dualité primitive du coeur et sur la formation de l'aire vasculaire dans l'embryon de la Poule. Comptes rendus de l'Acad. des sciences. 1866. T. LXIII.
88. Dobrynin, P. v., Ueber die erste Anlage der Allantois. Wiener Sitzungsber. 1871. Mit 1 Tafel.
89. Dohrn, H., Ueber die Müller'schen Gänge und die Entwicklung des Uterus, in Monatsschrift für Geburtskunde. Bd. 34. 1869. p. 382—384.
90. —— Beiträge zur Anatomie der menschlichen Eihüllen, in Monatschr. für Geburtskunde. Bd. 29.
91. Dönitz, Ueber das Remak'sche Sinnesblatt. Müller's Archiv 1869.
92. Durante, Fr., Sulla struttura della Macula Germinativa delle uova di Gallina, in Ricerche fatte nel laboratorio di Anatomia normale della R. Universita di Roma 1872.
93. Dursy, E., Ueber den Bau der Urnieren des Menschen und der Säugethiere. Henle und Pfeufer's Zeitschrift für rationelle Medicin. 1865. Bd. 23.
94. —— Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.
95. Ecker, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Furchen und Windungen der Grosshirnhemisphären im Foetus des Menschen, in Archiv f. Anthropologie. Bd. 3. 1868. p. 203—225. Tafel I—IV.
96. Ehrlich, F., Ueber den peripheren Theil der Urwirbel. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XI.
97. Eimer, Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. VIII, S. 216 und 397.
98. Ercolani, J. B., Delle glandule otriculari del utero, in Memorie dell' Accademia di Bologna. Tom. VII. 1868.
99. —— Sul processo formativo della porzione glandulare materna della Placenta, in Memorie dell' Accademia di Bologna. Tom. IX. 1870.
100. Farre, A., Article Uterus, in Todd's Cyclopaedia of anatomy, Supplementband 1858. p. 550—725.

101. W. Flemming, Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel, im Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.

101a. —— Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden, in Wiener Sitzungsber. Bd. 71. 1875.

102. Gasser, Ueber d. Entwicklung d. Müller'schen Gänge, Sitzungsber. d. Gesellschaft zur Beförderung der Naturwissenschaften zu Marburg, 1872.

103. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. (Mit 3 Tafeln.) Frankfurt a/M. 1874.

104. Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Mit 22 Tafeln. Leipzig 1872.

105. —— Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier. Archiv für Anatomie und Physiol. 1861 und Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturw. 1864.

106. Goette, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.

107. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Centralbl. für medic. Wissenschaften. 1869. No. 26.

108. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. II. Die Bildung d. Keimblätter u. d. Blutes im Hühnerei. M. Schultze's Arch. 1874.

109. —— Zur Entwicklungsgeschichte des Kaninchens, im Centralblatt für die med. Wissenschaften. 1869. No. 55.

110. Haeckel, E., Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschr. für Naturw. 8. Bd. 1874.

111. Hasse, C., Die Entwicklung des Atlas und Epistropheus des Menschen und d. Säugethiere, mit 1 Tafel, in Anat. Studien von C. Hasse. Leipzig 1872.

112. Hegar, Die Placenta materna am Ende der Schwangerschaft, in Monatsschr. f. Geburtskunde. Bd. 29. S. 1—11.

113. Henke, W. und Reyher, C., Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 70. 1874.

114. Hensen, Embryolog. Mittheil., Archiv für mikrosk. Anat. Bd. III. 1867. S. 500.

115. —— Ueber eine Züchtung unbefruchteter Eier, im Centralbl. für d. med. Wissensch. 7. Jahrgang 1869. No. 26. p. 403—404.

116. —— Ueber die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarven, in Virchow's Archiv. Bd. 31. S. 51. 1864.

117. His, W., Ueber die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Auffassung der organischen Natur. Leipzig 1870.

118. Huss, M., Beiträge zur Entwicklung der Milchdrüse beim Menschen und den Wiederkäuern. Jenaische Zeitschrift. Bd. 7. Heft 2.

119. Jassinsky, Zur Lehre über die Structur der Placenta. Virchow's Archiv. Octob. 1867.

120. Wharton Jones, On the first changes in the Ova of the Mammifera in consequence of Impregnation and on the mode of Origin of the Chorion, in Phil. Trans. 1837. p. 344.

121. Kessler, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Auges am Hühnchen und Triton. Dorpat 1871.

122. Klein, E., Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen zur Entwicklung

der ersten Blutgefässe und Blutkörperchen im Hühnerembryo. Wiener Sitzungsber. Bd. 63.

123. Koester, K., Ueber die feinere Structur der menschlichen Nabelschnur. Dissert. Würzburg 1868.

124. Kollmann, J., Beiträge zu der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Zeitschrift für Biologie. Bd. IV.

125. Kölliker, Ueber die Blutkörperchen e. menschl. Embryo und die Entw. der Blutkörperchen bei Säugethieren. Zeitschrift für ration. Med. 1846. Bd. IV. S. 112. Mit 1 Tafel.

126. —— Zur Entwicklungsgeschichte der äusseren Haut. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. II. 1850.

127. —— Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis, in Würzb. Verh. Bd. III. S. 336. 1872.

128. —— Ueber die Entwicklung der Linse. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. VI. 1855.

129. —— Ueber die Entwicklung der Zahnsäckchen der Wiederkäuer. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. 1863.

130. —— Zur Entwicklung der Keimblätter im Hühnerei. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. N. F. VIII. Bd. Würzburg 1875.

131. —— Sur le développement des tissus des batraciens, in Ann. d. Sc. natur. 1846. Tom. V. pg. 91. avec 3 planches.

132. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere, in Müll. Arch. 1843. Mit 2 Tafeln.

133. —— Zur Lehre von den Furchungen, in Wiegmann's Archiv f. Naturgesch. 1847.

134. —— Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844.

135. Koster, W., In Mitth. d. Holländ. Akademie. 1868. II. 3. (Eientwicklung.)

135a. —— Remarque sur la signification du jaune de l'oeuf des oiseaux, comparée avec l'ovule des mammifères. Archives neerlandaises des Sc. exactes I. 1860 p. 472—474. c. Fig.

136. Krause, W., Ueber die Allantois des Menschen, in Müll. Arch. 1875. S. 215.

137. Kupffer, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- u. Geschlechtssystems. Archiv f. mikr. Anat. Bd. I. 1865. p. 233. Bd. II. 1866. p. 473.

138. Langhans, Th., Zur Kenntniss der menschl. Placenta. Arch. f. Gynäkol. I. 317—334. Centralbl. 1870. No. 30.

139. Langer, C., Ueber den Bau u. d. Entwicklung d. Milchdrüsen. Denkschr. d. Wiener Akad. Bd. III. Wien 1851.

140. Laskovsky, Ueber die Entwicklung der Magenwand. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wissensch. 1868.

141. Leopold, G., Untersuchungen über das Epithel des Ovarium und dessen Beziehung zum Ovulum. Leipzig 1870. (Dissert.)

142. Leuckart, Artikel Zeugung in R. Wagner's Handb. d. Physiol. 1853.

143. Lieberkühn, N., Ueber das Auge des Wirbelthierembryo. Marburger Denkschriften. Bd. 10. Cassel 1872.

144. Lindes, Ein Beitrag zur Entwicklungsgesch. d. Herzens. Dorpat 1865. Diss.

145. Ludwig, Herbert, Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874. 3 Tafeln.

146. Majewski, de Subst., quae liquore Amnii et Allant. insunt, rationibus. Dorpati 1858.

147. Manz, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Handbuch d. Ophthalmologie. Bd. II. 1. H. S. 1—57.
148. Marshall, On de development of the great anterior veins in man and mammalia. Philosoph. Transactions. 1850.
149. Mauthner, J., Ueber den mütterlichen Kreislauf in der Kaninchenplacenta. Wiener Sitzungsber. 1873.
150. Meckel v. Hemsbach, Die Bildung der für part. Furchung bestimmten Eier der Vögel. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd III. 1852.
151. Miescher, Die Kerngebilde im Dotter des Hühnereies, in Hoppe-Seyler's med.-chem. Untersuchungen. II.
152. Mihalkovics, Victor v., Entwicklung des Gehirnanhangs. Centralbl. für med. Wissensch. No. 20. 1874.
153. —— Entwicklung d. Zirbeldrüse. Centralbl. f. med. Wissensch. No. 16. 1874.
154. —— Wirbelsaite und Hirnanhang, im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1874.
155. —— Ueber den Kamm des Vogelauges. Ebenda. Bd. IX. S. 591.
156. Moleschott, J., Zur Embryologie des Hühnchens. Untersuchungen z. Naturlehre des Menschen. Bd. X. 1866.
157. Müller, H., Ueber den Bau der Molen. Würzburg 1847.
158. Müller, J., Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830. 4.
159. —— Beschreibung eines Eies mit Allantois. Müller's Archiv 1834.
160. Müller, W., Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissensch. 1871. (Entw. d. Hypophysis und Schilddrüse.)
161. —— Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen, in Jen. Zeitschr. 1875.
162. —— Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Leipzig 1875. (Aus der Festschrift zu Ludwig's Jubiläum).
163. Nathusius, Ueber d. Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. 18. p. 225.
164. Newport, On the impregnation of the ovum in the Amphibia. London Philosoph. Transactions. 1851. p. 169.
165. Oellacher, J., Ueber die erste Entwicklung des Herzens u. d. Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo einer. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VII.
166. —— Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthierei. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VIII.
167. —— Ueber eine im befruchteten Forellenkeime vor den einzelnen Furchungsacten zu beobachtende radiäre Structur des Protoplasma's. Berichte des naturw.-med. Vereins in Insbruck. Bd. IV.
168. —— Untersuchung über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei, in Studien f. experimentelle Pathol. v. Stricker. 1870. Cap. V.
169. —— Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Knochenfische. Nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1872.
170. —— Die Veränderungen des unbefruchteten Keimes des Hühnereies im Eileiter und bei Bebrütungsversuchen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII.
171. Owen, Description of the foetal Membranes and Placenta of the Elephas Indicus, Cuv., with Remarks on the value of placentary characters in the classification of the Mammalia. 1857.
172. Parker, On the Structure and development of the Skull of the common frog. Phil. Transact. Vol. 161. 1871.

173. Parker, K. W., Monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum in the Vertebrata. London 1858. (Ray Society.) 237 St. und 30 lith. Tafeln in Folio.

174. —— Structure and development of the Skull of Salmo Salar, in Phil. Trans. Vol. 163. 1873.

175. —— On the Structure and development of the Skull of the common fowl (Gallus domesticus), in Phil. Trans. Vol. 159. 1870.

176. Peremeschko, Ueber die Bildung der Keimblätter im Hühnereie. Wiener Sitzungsber. Bd. 57. 1868. p. 499.

177. —— Ueber die Entwicklung der Milz. Sitzungsber. der Wien. Akad. d. Wissenschaften. 1867.

178. Pernitza, E., Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders des Hühnchens. Wiener Sitzungsber. 1871.

179. Pflüger, E., Die Eierstöcke der Säugethiere u. des Menschen. Leipzig 1863.

180. Prévost et Lebert, Mémoire sur la formation des organes de la circulation et du sang dans les Batraciens, in Ann. des sciences nat. 3. Serie. 1844. T. I, II et III.

181. Ransom, W., On the ova of osseous fishes, in Phil. Trans. Vol. 157. 1868. p. 631—501. Pl. XV—XVIII.

182. Rathke, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt (aus den Danziger Schriften). Erstes Heft 1820. (Entw. d. Geschlechtsth. d. Urodelen.) Zweites Heft 1827. (Entw. d. Haifische und Rochen.) Viertes Heft. (Entw. d. Geschlechtsth. d. Fische, Amphibien, Vögel und Säuger.)

183. —— Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Leipzig. Thl. I. 1832. Thl. II. 1833.

184. —— Ueber die Entwicklung der Athmungswerkzeuge bei den Vögeln und Säugethieren. Verhandl. der Carol. Leop. Akad. d. Naturforscher v. J. 1828. Bd. XIV. Theil 1.

185. —— Ueber die Entwicklung des Schädels der Wirbelthiere. Vierter Bericht des naturwissenschaftl. Seminars zu Königsberg. Königsberg 1839.

186. —— Ueber die früheste Form und die Entwicklung des Venensystems und der Lungen beim Schafe; Ueber die Bildung der Pfortader und der Lebervenen der Säugethiere. In Meckel's Arch. 1830.

187. —— Ueber die Entstehung der glandula pituitaria, in Müller's Arch. 1838.

188. Rauber, A., Ueber die embryonale Anlage des Hühnchens. Centralblatt f. d. med. Wissenschaften. 1874 und 1875. 3 Artikel.

189. Reichert, Beiträge zur Kenntniss des Zustandes der heutigen Entwicklungsgeschichte. 1843.

190. —— Der Furchungsprozess und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen in Müller's Arch. 1846.

191. —— Zur Controverse über den Primordialschädel, in Müller's Arch. 1849.

192. —— Der Faltenkranz an den beiden ersten Furchungskugeln des Froschdotters und seine Bedeutung für die Lehre von der Zelle, in Müller's Archiv. 1861.

193. —— Ueber die Visceralbögen der Wirbelthiere, Müller's Archiv. 1837.

194. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zahnanlage, in Müller's Archiv. 1869. p. 539.

195. —— Ueber Müller'sche und Wolff'sche Gänge bei Fischembryonen. J. Müller's Archiv. 1856.

196. Reissner, de auris internae formatione. Dissert. Dorpati 1851.

197. Reitz, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Placenta des Weibes, in Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. 57. 1868. p. 1009.
198. —— Artikel Placenta in Stricker's Handbuch d. Gewebelehre. 1872.
199. Remak, in Comptes rendus, 1852. Tom. XXXV. pag. 341.
200. —— Ueber ein selbständiges Darmnervensystem. 1847.
201. Richiardi, S., Sopra il sistema vascolare sanguifero dell'occhio del feto umano e dei mammiferi, in Archivio per la zoologia, l'anatomia e la fisiologia. Serie II. Vol. I. 1869. p. 193—210.
202. Robin, Ch., Sur quelques points de l'anatomie et de la physiologie de la muqueuse et de l'épithélium de l'utérus pendant la grossesse, in Journal de la physiologie I. 1858. pg. 46.
203. —— recherches sur les modifications graduelles des Villosités du Chorion et du Placenta, in Mémoires de la Société de Biologie. 1854.
204. —— Mémoire sur les phénomènes qui se passent dans l'ovule avant la segmentation du vitellus, in Journal de la Physiologie. 1862. T. V. p. 67 ff.
205. Romiti, Ueber den Bau und die Entwicklung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges, in Archiv f. mikrosk. Anat. 1873. Bd. X.
206. Rosenberg, Al., Ueber die Entwicklung des Extremitäten-Skeletes bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmassen characterisirten Wirbelthieren, in Zeitschr. f. wiss. Zool. 1872.
207. Rosenberg, E., Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostierniere. Dissert. Dorpat. 1867.
208. Rusconi, Ueber künstliche Befruchtung von Fischen und über einige neue Versuche in Betreff künstlicher Befruchtung an Fröschen, in Müller's Arch. f. Anat., Physiol. und wissensch. Medicin. 1840.
209. Schapringer, A., Ueber die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen. Sitzb. d. Wiener Akad. d. W. II. Abth. Novemberheft. 1871.
210. Schäfer, E. A., note on the Intracellular Development of Blood-corpuscles in Mammalia, from the Proceedings of the Royal Society. No. 151. 1874.
211. Schenk, S. L., Untersuchungen über die erste Anlage des Gehörorgans der Batrachier. Sitzungsber. der Wiener Akad. 1864.
212. —— Ueber die Entwicklung des Herzens und der Pleuroperitonealhöhle in der Herzgegend. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1866.
213. —— Entwicklungsvorgänge im Eichen von Serpula nach der künstlichen Befruchtung. Bd. 70, 2. Abth. der Sitzgsber. der Wiener Akad. Jahrg. 1874.
214. —— Zur Physiologie des embryonalen Herzens, in Sitzungsber. d. Wiener Ak. Bd. 56. 2. Abtheil. 1867. p. 111—115.
215. —— Beiträge zur Lehre vom Amnion. Archiv f. mikrosk. Anat. VII, mit 1 Tfl.
216. —— Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische. Sitzungsber. der Wien. Akad. Bd. 5, Abth. 2. 1867. p. 480—492. 2. Tafel.
217. —— Anat.-physiol. Untersuchungen. Wien, Braumüller. 1872.
218. —— Beitrag zur Lehre von den Organanlagen im motorischen Keimblatt, in Sitzungsber. d. W. Akad. Bd. 57. 2. Abtheil. 1868. p. 189—202. m. 3 Tfln.
219. Schmidt, F. T., Bidrag til kundskaben om Hjertets Udviklingshistorie. Nordiskt Medicinskt Arkiv. Bd. II. No. 23.
220. Schoeler, H., de oculi evolutione in embryonibus gallinaceis. Dissert. inaugur. Dorpati. 1848.
221. Schott, J. A. C., Die Controverse über die Nerven des Nabelstranges und seine Gefässe. Frankfurt a/M. 1836.

222. Schröder v. d. Kolk, Waarnemingen over het maaksel van de menschelijke Placenta en over haren Bloedsomloop, in Verhandl. van het k. Nederlandsche Instituut. 1851.
223. Schultze, S. B., Das Nabelbläschen ein constantes Gebilde der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes. Mit 16 Tafeln. Leipzig 1860.
224. —— Die genetische Bedeutung der velamentalen Insertion des Nabelstranges. Erster Artikel. Jenaische Zeitschr. III. 1867. p. 198—205.
225. —— Die Placentarrespiration des Foetus. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. p. 541—552.
226. Schwarck, W., Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Wirbelsäule bei den Vögeln, mit 1 Tfl., in Anatom. Studien v. C. Hasse. Leipzig, Engelmann. 1872.
227. Schwegel, Die Entwicklungsgeschichte der Knochen des Stammes und der Extremitäten, in Wiener Sitzungsber. Bd. 30. 1858. S. 337.
228. Selenka, Emil, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Huhns. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 1866.
229. Semmer, A., Untersuchungen über die Entwicklung des Meckel'schen Knorpels und seiner Nachbargebilde. Mit 2 Tafeln. Dorpat 1872.
230. Sertoli, Entwicklungsgeschichte der Lymphdrüsen, in Sitzungsber. der Wiener Akad. 1866.
231. Sharpey, W., Ueber die Uterindrüsen und die Bildung der Placenta, in der englischen Uebersetzung von J. Müller's Physiologie durch Baly.
232. Sirena, Santi, sui corpi di Wolff e sulle relazioni di essi con le Ghiandole indifferenti e con i reni. Estratto della Gazzetta Clinica di Palermo, Anno V, fasc. VIII.
233. Strasburger, E., Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875. m. 7 Tfln.
234. Stricker, S., Mittheilungen über die selbstständigen Bewegungen embryonaler Zellen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1864.
235. —— Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachier-Eiern, in Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. XI. Band. 1861.
236. —— Untersuch. über die Entwicklung des Kopfes der Batrachier, in Müller's Archiv. 1864.
237. —— Beitr. z. Kenntniss des Hühnereies, in Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Bd. 54. II. Abth. 1866.
238. Tschernow, de liquorum embryonalium in animalibus carnivoris constit. chemica. Dorpati 1858.
239. Thiersch, Entwicklung der Geschlechtsorgane, in Illustrirte med. Zeitung. Bd. I. 1852.
240. Thomson, Allen, On the development of the vascular system in the foetus of vertebrated animals, from the Edinburgh New Philosophical Journal. October 1830 und Januar 1831.
241. —— in Edinb. Med. and surg. Journal. 1839. No. 40. (Amnion am Rücken offen bei Katzen und Hasen gesehen.)
242. —— Article »Ovum«, in Todd's Cyclopaedia of Anatomy. Vol. V. 1859.
243. Toldt, C., Untersuchungen über das Wachsthum d. Nieren d. Menschen u. d. Säugeth., im Anzeiger d. kais. Akad. d. Wissensch. Jahrgang 1874. No. X.
244. Tonge, Morris, On the development of the semilunar valves of the aorta and pulmonary artery of chick, in Phil. Trans. Vol. 159. 1870.
245. Török, A. v., Untersuchungen über die Entwicklung der Mundhöhle und ihrer nächsten Umgebung, in Wiener Sitzungsber. 1866.

246. —— Beiträge zur Kenntniss d. ersten Anlagen der Sinnesorgane u. d. primären Schädelformation bei den Batrachiern. Wiener Sitzungsber. 1865.
247. —— Die Rolle der Dotterplättchen beim Aufbau der Gewebe. Centralbl. für med. Wissensch. No. 17. 1874.
248. Turner, Observations on the Structure of the Human Placenta, Journal of Anat. und Phys. VII. pag. 120.
249. —— On the gravid uterus and on the arrangement of the foetal membranes in the Cetacea (Orca Gladiator). Edinburg 1871.
250. Urbantschitsch, v., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Paukenhöhle. Wiener Sitzungsber. 1873.
251. Ussow, M., Zoologisch-embryolog. Untersuchungen. Wiegmann's Archiv für Naturgesch. Jahrg. 40—41. Bd. 1.
252. Vintschgau, M. C. di, Struttura e movimenti delle Cellule di segmentazione dell'uovo di Rana. Atti dell Istituto veneto. Vol. VIII. Serie III.
253. Virchow, R., Ueber die Dotterplättchen bei Fischen u. Amphibien. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. I.
254. Virchow, H., Beobachtungen am Hühnerei über das dritte Keimblatt im Bereiche des Dottersackes. Virchow's Arch. Bd. 62. 1874.
255. Wagner, R., Prodromus histor. generationis. Lipsiae 1836. fol.
256. Waldeyer, Anatomische Untersuchung eines menschlichen Embryo von 28—30 Tagen. Studien des physiol. Institutes zu Breslau. 1865.
257. —— Ueber die Keimblätter und d. Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühnerembryo. Zeitschr. f. rat. Med. 1869.
258. —— Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
259. Wendt, H., Ueber das Verhalten der Paukenhöhle beim Foetus und beim Neugebornen. Archiv für Heilkunde XIV.
260. Weber, E. H., Zusätze zur Lehre vom Bau und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane. Müller's Archiv. 1846. p. 421 und in Abhandl. der königl. sächs. Gesellsch. der Wissensch. Herausgeg. am Tage der 200jährigen Geburtstagsfeier Leibnizen's. Leipzig 1846. S. 381—459. mit 9 Tafeln.
261. Weil, C., Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung und Entwicklung der Kaninchenei er, in den Wiener Medic. Jahrbüchern. 1873. 1. Heft.
262. Winkler, F. N., Textur, Structur und Zellleben in den Adnexen des menschlichen Eies. Jena 1870.
263. —— Die Zotten des menschlichen Amnions, in Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. Bd. IV. 1868. p. 535—540.
264. Wittich, v., Beiträge zur Entwicklung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. IV. 1853.

Erster Hauptabschnitt.

Von der Entwicklung der Leibesform und den Eihüllen.

§ 5.

Nachdem in den vorigen §§ die Geschichte der Embryologie nach ihren wichtigsten Seiten und der jetzige Standpunkt dieser Wissenschaft dargelegt worden ist, wende ich mich zur eigentlichen Aufgabe dieses Werkes, und zwar soll die Entwicklung des Menschen und der höheren Thiere in zwei Abschnitten besprochen werden, von denen der eine die erste Anlage der Leibesform und der wichtigsten Organe, der zweite die Entwicklung der einzelnen Organe und Systeme zum Gegenstande haben wird. Hierbei wird wo immer möglich der menschliche Organismus zum Ausgangspunkt gewählt werden. Da jedoch unsere Kenntnisse über die frühesten Zustände des befruchteten menschlichen Eies sehr mangelhaft sind, so ist es nicht anders möglich, als für diese Periode die höheren Wirbelthiere und vor Allem die Säugethiere zu Grunde zu legen, deren Entwicklung, wenigstens was die Leibesanlagen betrifft, nach Allem, was wir wissen, mit derjenigen des Menschen in hohem Grade übereinstimmt. Wo die Kenntnisse über die Säugethiere ebenfalls nicht ausreichen, wie mit Bezug auf die Schichten der Embryonalanlage, halten wir uns an die Vögel, deren erste Anlage mit derjenigen der Säugethiere ebenfalls in vielen wesentlichen Verhältnissen übereinstimmt.

§ 6.

Von dem unbefruchteten Eie.

Unbefruchtetes Ei.

Das unbefruchtete Ei zeigt bei allen Geschöpfen die bekannten drei Theile: den Dotter (*Vitellus*), das Keimbläschen (*Vesicula germinativa*, Purkinje'sches Bläschen) und den oder die Keimflecken (*Macula*

germinativa, Wagner'scher Fleck); doch finden sich trotz dieser allgemeinen Uebereinstimmung mancherlei Verschiedenheiten im Einzelnen. So sind einmal die Umhüllungen des Eies sehr verschieden und erscheinen in den einen Fällen nur von Einer, vom Ei selbst erzeugten Haut, der Dotterhaut, *Membrana vitellina*, gebildet; andere Male wird diese Eihülle von einer vom Eisäckchen hervorgebrachten Membran, der *Tunica adventitia* oder äusseren Eihaut (*Chorion* der Autoren) dargestellt; noch in anderen Eiern endlich finden sich beiderlei Eihüllen. Vor Allem aber ist es der Dotter, der sehr wechselnde Verhältnisse darbietet, deren richtige Auffassung für den Embryologen von grossem Belange ist, da ja dieser Theil der Eier das Material darstellt oder enthält, aus dem der Embryo sich bildet. Es sind daher die Forscher schon seit längerer Zeit bemüht gewesen, sowohl die Zusammensetzung und Entwicklung des Dotters, als auch seine Bedeutung und Verwendung für die Anlage des neuen Geschöpfes zu ergründen, wobei sich mit Bezug auf letzteres ein doppeltes Verhalten herausgestellt hat, welches dazu benutzt worden ist, um die Eier in zwei Hauptgruppen zu sondern. Bei den einen Eiern nämlich wird, worauf Reichert zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt hat (Nr. 190, S. 25 fg.) der gesammte Dotter zur Anlage des Embryo verwendet, während bei den anderen nur einem kleineren Theile des Eiinhaltes diese Bedeutung zukommt, und das meiste einfach Nahrungsstoff für das werdende Geschöpf ist. Reichert gebraucht zur Bezeichnung dieser beiden Dotterarten die Ausdrücke »Bildungsdotter« und »Nahrungsdotter«, welche von den meisten Forschern angenommen wurden, wie besonders von Leuckart und Allen Thomson in ihren vortrefflichen Arbeiten über das thierische Ei (Nr. 142 u. 242). Die Eier selbst hat Remak, je nachdem sie nur Bildungsdotter oder beide Dotterarten enthalten, »holoblastische« und »meroblastische« genannt (Nr. 199).

Bildungsdotter und Nahrungsdotter.

Weitere Untersuchungen haben nun ferner herausgestellt, dass auch die Eier mit Nahrungsdotter noch weiter untereinander verschieden sind, indem bei den einen dieser Dotter von der ursprünglichen Eizelle gebildet wird, bei den andern dagegen in dieser oder jener Weise von aussen zur Eizelle dazu kommt, und so gelangt man dazu, die Eier in erster Linie in zwei grosse Abtheilungen, einfache und zusammengesetzte, zu sondern, bei welchen dann wieder Unterabtheilungen anzunehmen sind.

Einfache Eier nennen wir solche, die einer einzigen Zelle entsprechen und bei denen der Bildungs- und Ernährungsstoff des Embryo oder der Dotter ganz und gar den Werth eines Zelleninhaltes besitzt, wesshalb wir denselben primären

Einfache Eier.

Primärer Dotter.

Dotter heissen. Diese Eier mit primärem Dotter zerfallen in holoblastische und meroblastische, von denen die letzteren wieder viele Unterformen mit allmäligem Uebergange zu den Eiern zeigen, die nur Bildungsdotter führen. — Die holoblastischen Eier zeigen nach der Befruchtung jene eigenthümliche Zerklüftung des ganzen Dotters, die man die totale Furchung genannt hat, während bei den meroblastischen Eiern nur der Bildungsdotter zerfällt, was partielle Furchung heisst. (Siehe unten).

Als Typus des einfachen holoblastischen Eies kann das Säugethierei. Säugethierei gelten. Dasselbe besitzt eine verhältnissmässig dicke Hülle, die wie eine helle Lage den Dotter umgibt und daher den Namen *Zona pellucida* erhielt. Dieselbe wurde bisher allgemein als Dotterhaut angesehen, doch weisen die Untersuchungen von Pflüger (Nr. 179, S. 80 fg.) darauf hin, dass dieselbe von dem Eisäckchen abgesondert wird, in welchem Falle dieselbe als Adventitia oder äussere Eihaut anzusehen wäre. In der That will nun auch E. van Beneden, wie schon manche andere Forscher vor ihm, am befruchteten, in den ersten Furchungsstadien befindlichen Eie des Kaninchens nach innen von der Zona noch eine zarte Hülle gesehen haben, die die Spermatozoen und Dottersegmente einschloss, welche Haut als ein Ausscheidungsproduct des Dotters und somit als eine ächte Dotterhaut anzusehen wäre (Nr. 70, p. 145, Pl. XII, Figg. 5 und 7). Beim Delphin hat van Beneden diese Dotterhaut schon am Eierstockseie aufgefunden, und zwar kurze Zeit nach dem Auftreten der ersten Spuren der *Zona pellucida*. — Die *Zona pellucida* ist in gewissen Fällen wie von Porenkanälchen feinstreifig (Meine Gewebelehre, 5. Aufl.) und kann auch eine concentrische Schichtung darbieten (Nr. 179, S. 80). Ob dieselbe eine Oeffnung zum Eindringen der Samenfäden besitzt, eine sogenannte Mikropyle, wie sie M. Barry schon vor Jahren beim Kaninchen gesehen haben will, ist noch nicht ausgemacht. Doch lassen die neueren Untersuchungen von Pflüger an der Katze (Nr. 179, S. 82, u. Tab. V, Figg. 6, 7, 8 und von van Beneden bei der Kuh (Nr. 70, p. 147 fg., Pl. XI, Fig. 7, *Z'*) das Vorkommen einer solchen als möglich erscheinen.

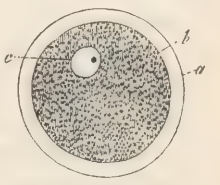


Fig. 1.

Der Dotter der Säugethiere zeigt zwei Bestandtheile, einen homogenen mehr flüssigen und einen körnigen, der zum Theil aus dunklen

Fig. 1. Ovulum des Menschen aus einem mittelgrossen Follikel 250mal vergr. *a* Dotterhaut *Zona pellucida*, *b* äussere Begrenzung des Dotters und zugleich innere Grenze der Dotterhaut, *c* Keimbläschen mit dem Keimfleck.

fettähnlichen Kugeln verschiedener Grösse, zum Theil aus blassen feinsten Körnchen besteht, deren Natur nicht weiter ermittelt ist. In den Eiern mancher Gattungen sind die dunklen Körner zahlreich und dann erscheint der Dotter weisslich, wie z. B. bei der Kuh und der Katze, bei andern Geschöpfen sind dieselben spärlicher, wie beim Menschen, und die Eier mehr hell und durchscheinend. Im Innern des Dotters und meist nicht ganz in der Mitte liegt ein kugelrundes bläschenförmiges Gebilde, das Keimbläschen oder Purkinje'sche Bläschen (*Vesicula germinativa*), mit klarer, heller Flüssigkeit im Innern und mit Einem dunkleren festeren Korne, dem Keimfleck en oder Wagner'schen Flecken (*Macula germinativa*). Das reife menschliche und Säugethierei misst durchschnittlich 0,2 mm, das Keimbläschen 40—50 μ und der Keimfleck 5—7 μ.

Demselben Typus wie die Säugethiere gehören auch die Eier vieler niederen Thiere, namentlich aus den Abtheilungen der Würmer, Mollusken, Echinodermen und Polypen, an, doch sind in vielen Fällen neue Untersuchungen nöthig, um zu bestimmen, ob nicht bei manchen später, nachdem die totale Furchung des Dotters mehr oder weniger weit gediehen ist, doch noch ein Theil des Dotters von dem übrigen sich sondert und als Nahrungsdotter verwendet wird.

Als Typus der meroblastischen einfachen Eier wähle ich das Ei des Huhnes, dessen Verhältnisse am genauesten verfolgt sind.

Ei des Huhnes.

Das Eierstocksei des Huhnes besteht, wenn wir zunächst nur die makroskopischen Verhältnisse berücksichtigen, aus einer zarten Dotterhaut und aus dem Dotter. Am Dotter unterscheidet man den Bildungsdotter und den Nahrungsdotter, von denen der letztere die Hauptmasse des Ganzen ausmacht und wieder in den weissen und den gelben Dotter zerfällt. Der Bildungsdotter stellt eine nicht ganz scharf abgegrenzte, rundliche, weisse Scheibe von 2,5—3,5 mm im Durchmesser und 0,28—0,37 mm Dicke in der Mitte, den Hahnentritt oder die Narbe (*Cicatricula*), besser die Keimschicht oder Keimscheibe (*Stratum* s. *Discus proligerus*) dar, die einer bestimmten Stelle des Nahrungsdotters oberflächlich anliegt. Macht man einen senkrechten Durchschnitt durch ein erhärtetes Ei, so zeigen sich die Verhältnisse in folgender Weise. Die Keimschicht erscheint als eine kleine weisse, in der Mitte dickere und nach innen vorspringende Scheibe an der Peripherie des hier weisslich erscheinenden Nahrungsdotters dicht unter der Dotterhaut, und von letzterem aus zieht sich, der Mitte des Bildungsdotters entsprechend, wie ein weisslicher Strang oder Zapfen von Nahrungsdotter in das Innere des gelben

Dotters hinein, der sich dann im Centrum des Gelben zu einem unregelmässig kugeligen Gebilde von derselben Färbung verbreitert. Diesen ganzen Theil des Dotters unterhalb des *Discus proligerus* und in der Mitte des Gelben nennt man den weissen Dotter oder das Dotterweiss. Derselbe ist flüssiger, weicher als die übrigen Theile des Dotters, und hat man daher auch die Verhältnisse so ausgedrückt, dass man im Innern des Dotters eine Höhle *Latebra*, Purkinje, beschrieb, von der ein Kanal gegen die Keimscheibe an die Oberfläche ziehe. Abgesehen von dieser Hauptmasse, findet sich weisser Dotter auch noch in einer ganz dünnen, von blossem Auge nicht wahrnehmbaren Lage an der Gesammtoberfläche des gelben Dotters dicht unter der Dotterhaut, welche »weisse Dotterrinde« am Rande der Keimscheibe unter dieselbe tritt und hier mit dem übrigen weissen Dotter sich verbindet.

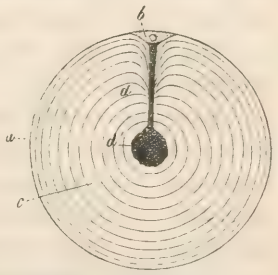


Fig. 2.

Die ganze übrige grössere Masse des Nahrungsdotters wird von dem gelben Dotter gebildet, welcher am hartgekochten Eie mehr oder weniger bestimmte Andeutungen von Schichten zeigt, die im Allgemeinen dem weissen Dotterkerne und dem weissen Stiele desselben gleich verlaufen.

Im *Discus proligerus* findet sich im Eierstockseie das Keimbläschen als ein rundes, abgeplattetes und somit linsenförmiges Gebilde, das in reifen Eiern dicht an der Dotterhaut seine Lage hat (Figg. 3, 4).

Die mikroskopischen Verhältnisse anlangend, so ergibt sich folgendes.

Die Dotterhaut ist eine 7 μ dicke, zarte, aber doch mit einer gewissen Widerstandsfähigkeit begabte Haut, die von der Fläche undeutlich fasrig und körnig erscheint, wie wenn sie aus feinen, in den verschiedensten Richtungen verlaufenden und sich kreuzenden kurzen Fäserchen bestünde, und in manchen Fällen auf dem optischen Querschnitte wie zwei Lagen zeigt, eine äussere fasrige und eine innere punctirte. Ihrer Bedeutung nach ist diese Hülle bisher für eine ächte Dotterhaut gehalten worden, in neuester Zeit betrachtet jedoch Eimer Nr. 97) die äussere Lage derselben als eine Abscheidung des Follikelepithels und somit als eine äussere Eihaut.

Fig. 2. Schematischer Durchschnitt durch einen reifen Hühnerdotter. *a* Dotterhaut. *b* Keimschicht oder Bildungsdotter mit dem Keimbläschen. *c* Gelber Nahrungsdotter mit den Schichtungslinien. *d* Weisser Nahrungsdotter mit *d'* der grösseren Ansammlung im Innern des gelben Dotters.

Der gelbe Dotter besteht aus weichen, dehnbaren, rundlichen Elementen von 23—100 μ Grösse, welche einen gleichmässig feinkörnigen gelben Inhalt ohne Spur eines Zellenkernes zeigen und vielleicht eine zarte Hülle, auf jeden Fall aber eine Rindenschicht besitzen, die dichter ist als das Innere. Diese Kugeln oder Bläschen des gelben Dotters und eine geringe Menge von Zwischenflüssigkeit bilden die äusseren Lagen des gelben Dotters, wogegen im Innern um den weissen Kern herum in vielen Eiern innerhalb des gelben Dotters eine grössere Menge von flüssiger Zwischensubstanz auftritt, in welcher dann auch Elemente von derselben Beschaffenheit, wie die des weissen Dotters, in geringer Menge vorkommen können. Das körnige Aussehen des gelben Dotters im gekochten Eie rührt von den gelben Dotterkugeln her und erscheinen dieselben überall da, wo sie nur wenig Zwischenflüssigkeit zwischen sich haben, durch gegenseitigen Druck vieleckig, oft wie Krystalle.

Der weisse Dotter besteht aus Flüssigkeit und kugeligen grösseren und kleineren Gebilden. Die kleinsten sind einfache dunkelrandige Körnchen, vom Aussehen von Fetttropfen; die grösseren von 18—22 μ im Mittel, 4—75μ in den Extremen, sind, wenigstens alle grösseren, deutlich Bläschen, die durch eine sehr deutlich hervortretende zarte Hülle und durch die besondere Beschaffenheit des Inhaltes sich auszeichnen. Die meisten derselben nämlich enthalten nichts als helle Flüssigkeit und Eine grössere, einem Fetttropfen ähnliche dunkle Kugel, doch kommen ausser diesen auch solche vor, die eine gewisse Zahl grösserer und kleinerer solcher Kugeln oder Körner führen oder mit solchen ganz erfüllt sind, und finden sich diese Formen namentlich an der Grenze zwischen weissem und gelbem Dotter in einer Mannigfaltigkeit, dass kaum zu bezweifeln ist, dass die Elemente beider Dotterarten durch Zwischenstufen verbunden sind.

Die Keimscheibe, der *Discus proligerus*, ist eine feinkörnige Substanz, die jedoch nicht in allen Gegenden dieselbe Beschaffenheit zeigt. In der Nähe des Keimbläschens und im ganzen mittleren Theile der Keimschicht ist dieselbe ganz gleichmässig und so fein körnig, dass kaum etwas Aehnliches bei thierischen Elementartheilen sich findet. Gegen den Rand zu und an der tiefen Fläche dagegen treten allmälig etwas gröbere Granulationen auf und durch diese geht dann die Keimschicht unter dem Mikroskope ganz allmälig und ohne scharfe Grenze in den weissen Dotter über. Dagegen bemerkt das unbewaffnete Auge an dem in Liquor Mülleri und Alcohol erhärteten Eie eine scheinbar scharfe Begrenzung am Bildungsdotter. An solchen Eiern finde ich auch immer die Keimscheibe noch von einem dunkleren Ringe von 0,3—0,5mm Breite

umgeben, der jedoch zum Nahrungsdotter zählt und an der Furchung keinen Antheil nimmt.

Das Keimbläschen ist im reifen Eierstockseie ein grosses zartwandiges Bläschen, das frisch im Innern eine helle Flüssigkeit enthält.

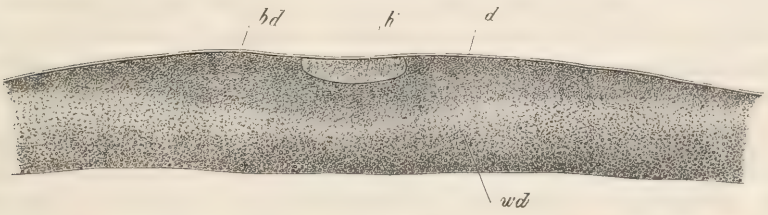


Fig. 3.

Von Gestalt ist dasselbe linsen- oder scheibenförmig und so oberflächlich gelagert, dass es mit der einen Fläche die Dotterhaut berührt, während der abgerundete Rand und die tiefe Seite von Bildungsdotter umgeben sind. Seine Dicke beträgt 0,10—0,12mm und die Breite 0,42—0,54 mm und nimmt dasselbe somit einen bedeutenden Raum im Bildungsdotter ein. An erhärteten reifen Eierstockseiern ist der Inhalt des Keimbläschens geronnen und lässt sich ein solches Keimbläschen leicht in feine Schnitte zerlegen und das Innere mit den stärksten Vergrösserungen durchmustern. Hierbei sah ich nie eine bestimmte Spur von Keimflecken, vielmehr war das Innere fast überall so ungemein fein punctirt, dass es fast homogen genannt werden konnte und nur hie und da zeigten sich Andeutungen von sehr zarten, kleinen, rundlichen Bläschen, die ich jedoch nicht als maculae germinativae zu deuten wage.

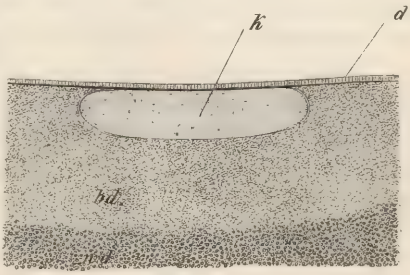


Fig. 4.

In jungen Eierstockseiern ist bekanntlich das Keimbläschen kugel-

Fig. 3. Senkrechter Schnitt durch den Bildungsdotter eines reifen Eierstockseies. Verg. 30. *bd* Bildungsdotter, *wd* weisser Dotter; *k* Keimbläschen, *d* Dotterhaut sammt Follikelepithel.

Fig. 4. Mittlerer Theil des Bildungsdotters mit dem Keimbläschen eines reifen Eierstockseies des Huhnes etwa 60 mal vergr. Buchstaben wie oben.

rund, mitten im Dotter gelegen und mit einem deutlichen Keimfleck versehen.

Nach demselben Typus, wie das Ei des Huhnes, sind die Eier aller Vögel, der Reptilien, der Fische, mit Ausnahme der Cyclostomen, der Cephalopoden und der höheren Kruster und Arachniden gebaut, mit dem Unterschiede jedoch, dass bei den Wirbelthieren der Bildungsdotter schon im unbefruchteten Eie sichtbar ist, bei den Wirbellosen dagegen allem Anscheine nach erst mit dem Beginne der Entwicklung als eine besondere Lage erscheint.

Zusammengesetzte Eier.

Die zweite Hauptart der Eier sind die zusammengesetzten. Mit diesem Namen bezeichne ich Eier, bei denen zu dem primitiven Ei noch eine zweite Substanz, die man secundären Dotter nennen kann, dazu kommt, die die Rolle von Nahrungsdotter spielt und entweder in besonderen Organen oder in besonderen Zellen des Eierstocks gebildet wird. Solche Eier sind zusammengesetzt und entsprechen nicht einer einfachen Zelle. Uebrigens bilden die einen derselben doch einheitliche Körper, indem der secundäre Dotter mit dem primären des Eies selbst verschmilzt (Insecten) oder in denselben übergeht (Prorhynchus), so dass das Ganze auf den ersten Blick von einem einfachen Ei nicht zu unterscheiden ist. Die anderen dagegen bleiben zusammengesetzt und umschliesst bei ihnen der secundäre Dotter ein ganzes gut begrenztes einfaches Ei mit Dotter, Keimbläschen und Keimfleck (Trematoden, Cestoden, Turbellaria rhabdocoela).

Secundärer Dotter.

Werfen wir zum Schlusse noch einen Blick auf die Bedeutung der Eier und Eitheile, so finden wir, dass bei allen Thieren das einfache Ei einer Zelle gleichzusetzen ist, und somit Dotter, Keimbläschen und Keimfleck dem Zelleninhalte, Kern und Kernkörperchen homolog sind. Auch das meroblastische Ei des Huhnes ist meiner Meinung nach nicht in anderer Weise aufzufassen und betrachte ich die gegentheilige Annahme von His, der zufolge der Nahrungsdotter dieses Eies aus eingedrungenen Epithelzellen des Graaf'schen Follikels sich entwickelt als durch die Untersuchungen von Gegenbaur (Nr. 104), Cramer (Nr. 86) und Waldeyer (Nr. 258) widerlegt.

Anmerkung. In Betreff der Entwicklung und Bedeutung der Eitheile in der Thierreihe ist noch viel zu untersuchen, doch kann hier unmöglich ausführlicher auf diesen Gegenstand eingegangen werden und verweise ich auf die neueren Arbeiten von Pflüger (Nr. 179), Waldeyer (Nr. 258), His (Nr. 38), Götte (Nr. 23), v. Beneden (Nr. 70), Ludwig Nr. 145), indem ich nur noch Folgendes hervorhebe.

Götte hat in neuester Zeit, gestützt auf Untersuchungen an Bombinator igneus, den Satz ausgesprochen, dass das Ei keine Zelle sei, sondern eine unorganisirte Masse, indem erstens das Ei nicht aus Einer Zelle, sondern durch Verschmelzung mehrerer Zellen entstehe und zweitens der Dotter durch Absonderung von Seiten der Wand des Eifollikels sich bilde. Gegen diese Aufstellung habe ich Folgendes zu bemerken. Erstens scheinen mir die Untersuchungen Götte's nicht mit der nöthigen Sicherheit zu beweisen, dass die Eier von Bombinator wirklich so entstehen, wie er annimmt, indem die beobachteten Thatsachen auch auf Theilungen der Eier oder darauf, dass die Eizelle andere Zellen in sich aufnimmt, bezogen werden könnten. Aber auch angenommen, Götte's Annahme sei richtig, so folgt doch aus dem Umstande, dass ein Ei durch Verschmelzung mehrerer Zellen sich anlegt, noch nicht, dass dasselbe keine Zelle und eine unorganische Masse sei. Oder ist etwa eine Spore von Zygnema oder Spirogyra, obschon aus zwei Zellen entstanden, keine Zelle? Ebenso gut als die Hälften einer getheilten Zelle Zellen sind, betrachte ich auch zwei (oder mehr) conjugirte Zellen als einen Elementarorganismus vom Werthe einer Zelle. Hieraus folgt dann auch, dass der Eiinhalt ursprünglich sicher nicht unorganisirt ist, sondern den Werth eines Zelleninhaltes hat. Und wenn derselbe später auch unter Mitbetheiligung der Wand des Eifollikels und ihrer Blutgefässe an Masse zunimmt, so liegt doch hierin Nichts, was ihn zu einer unorganisirten Masse stempeln könnte, um so mehr, als in jedem Dotter unzweifelhaft Stoffwechsel und Bildung von Elementartheilchen statt hat.

Götte hat auch geglaubt, seine Erfahrungen über die Eibildung bei Bombinator verallgemeinern zu dürfen, es muss ihm jedoch die Berechtigung hierzu durchaus abgestritten werden, so lange als er nicht wirkliche Beobachtungen über andere Thiere vorzulegen hat, indem die bisherigen Untersuchungen alle den Satz erhärten, dass, abgesehen von den zusammengesetzten Eiern, das Ei eine einfache Zelle sei, für welchen Satz auch ich nach meinen neuesten Erfahrungen an Säugethiereiern einstehe.

Ferner gedenke ich der neuesten Untersuchungen von His über das Fischei (Nr. 38), die es, wie dieser Forscher annimmt, wenn auch nicht gewiss, doch sehr wahrscheinlich machen, dass ein Theil des Dotters dieser Eier von aussen dazu kommt, d. h. von eingewanderten Bindesubstanzzellen des Eierstockes abstammt. Ich maasse mir über diese Angaben kein Urtheil an und wiederhole, dass noch viele Untersuchungen nöthig sein werden, um zu bestimmen, welche Eier als zusammengesetzte anzusehen sind, bei welchen ausser der Eizelle auch noch andere Zellen an der Bildung des Dotters sich betheiligen. Dass man übrigens bei der Annahme eines Vorkommens zelliger Elemente im Dotter von Eiern nicht vorsichtig genug sein kann, mag man nun dieselben da- oder dorther ableiten, beweisen die neuen Angaben von Eimer No. 97 über eine Zellenlage im Dotter der Eidechseneier, welche nach Ludwig (No. 145) nichts als eine embryonale Zellenschicht ist.

In Betreff der Eier des Huhnes merke ich noch Folgendes an. Nach His enthält der gelbe Dotter keine Zwischenflüssigkeit und sind die Elemente desselben in ihrer natürlichen Anordnung durch gegenseitige Abplattung von krystalloider Gestalt. Ich finde diese Elemente gerade umgekehrt im natürlichen Zustande rund und nur im gekochten Dotter eckig und von Flächen be-

grenzt und erschliesse hieraus, dass dieselben auch in den äusseren Theilen des Dotters eine Zwischenflüssigkeit zwischen sich haben müssen siehe auch Baer, Entw. II. S. 19., welche unter Umständen in der Nähe des Blastoderma auch in grösserer Menge sich findet. Dass eine solche in grosser Menge in den inneren Theilen des gelben Dotters vorhanden ist, lehren mikroskopische Schnitte durch gekochte und getrocknete Dotter befruchteter gelegter Eier, an denen an mehr oder weniger ausgedehnten Stellen gar keine gelben Kugeln, an anderen nur Nester solcher in reichlicher Zwischensubstanz gefunden werden. In dieser Zwischensubstanz, die im unveränderten Ei wohl als flüssig zu denken ist und die auch schon Götte kurz erwähnt (Nr. 108), findet sich auch eine geringe Menge von Elementen des weissen Dotters, doch hebe ich hervor, dass ich solche auch in den Fällen nicht auffallend zahlreich vorfand, in denen der Dotter im Gelben zarte weissliche Ringzonen zeigt (His, No. 12, S. 2). — In dem sich entwickelnden Ei zeigt der gelbe Dotter eine steigende Menge von Flüssigkeit und bedingt dieselbe die Zunahme der Dottermasse in toto bis zum 8.—10. Tage, die schon v. Baer erwähnt (Entw. I, S. 65, 78, 91, 106), in welcher auch grössere Elemente bis zu 0,11mm sich finden sollen (l. c. S. 91).

Auch vom weissen Dotter behauptet His, dass er keine Zwischenflüssigkeit enthalte und dass die Elemente desselben sich gegenseitig berühren und abplatten. Ich finde sogar im gekochten Ei viele dieser Elemente rund und wie v. Baer (Entw. II, S. 20) in der Hauptmasse des weissen Dotters unter der Keimscheibe viel Flüssigkeit. Die Elemente des weissen Dotters sind nach His alle Bläschen und ihre Centralkörper erklärt er für Kerne. Nach meinen Wahrnehmungen enthält der weisse Dotter auch viele freie dunkle Körner von den minimalsten Grössen an, und was die vermeintlichen Kerne anlangt, so bin ich entschieden einer anderen Ansicht als His. Die einzige Thatsache, auf die His allenfalls sich stützen könnte, ist die, dass nach den Untersuchungen von Miescher Nr. 151) die Substanz, welche diese Inhaltskörper der weissen Dotterbläschen bildet, mit dem von ihm in den Kernen der Eiterzellen entdeckten Nuclein übereinstimmt, eine Thatsache, auf die ich, auch wenn sie vollkommen richtig sein sollte, kein zu grosses Gewicht legen kann, ebensowenig wie auf die Färbung der genannten Körper in Jod, Carmin und Ueberosmiumsäure, da dieselben im mikroskopischen Aussehen und im Baue mit Kernen nicht die geringste Aehnlichkeit haben. Dieselben sind nämlich dunkel contourirt wie Fetttropfen, dann, wie His selbst zugibt, solid und fest und zeigen gequetscht einen strahligen Bruch. Ferner werden sie von Essigsäure nicht angegriffen und in derselben weder heller noch dunkler und kommen in so verschiedenen Grössen vor, wie dies bei Kernen nie der Fall ist. Unter diesen Verhältnissen kann ich auf den Umstand, dass dieselben sowohl frisch in schwachen Andeutungen und besonders in Ueberosmiumsäure noch rundliche helle Gebilde Vacuolen? Körner? im Innern zeigen, die mit Nucleolis verglichen werden könnten, auch kein Gewicht legen, um so mehr, als auch diese meist in viel grösserer Zahl vorkommen, als diess in der Regel bei ächten Nucleolis der Fall ist. Ausserdem bemerke ich noch, dass die wirklichen Kerne der Zellen aller drei Keimblätter in dünner Ueberosmiumsäure sich nicht oder nur sehr schwach färben, während die Centralkörper der weissen Dotterblasen in diesem Reagens dunkelschwarz werden und ist es gewiss auffallend, dass His dieser Thatsache keine weitere Beachtung geschenkt

hat, obschon er dieselbe in allen seinen Abbildungen und vor Allem in den Fig. 3 u. 4 auf Taf. I richtig wiedergibt.

Die chemische Natur der Dotterelemente des Hühnereies hat vor Allem His untersucht, auf den hier verwiesen wird. Die blassen Körnchen in den gelben Dotterkugeln sind eiweissartiger Natur und lösen sich in Salzlösungen, in Salzsäure von $^1/_{1000}$, in Essigsäure. Ausserdem enthalten diese Kugeln Fett, Protagon, Cholestearin, Haematoidin. Die centralen Kugeln der Elemente des weissen Dotters sind unlöslich in Aether, Chloroform und in einem kochenden Gemische von Aether und Alcohol. In Salzsäure von $^1/_{1000}$ löst sich die Hülle der weissen Dotterblasen, nicht aber deren Inhaltskörper, ebenso in Salzlösungen.

Die Beschaffenheit des Dotters des Säugethiereies ist offenbar noch nicht hinreichend erforscht und fordern die Wahrnehmungen von Pflüger (No. 179, S. 78 folgd.) zu weiteren Untersuchungen auf. Nach diesem Forscher zerfällt bei nicht ganz reifen Eiern der Katze und des Kalbes der Dotter in zwei Abschnitte, einen inneren mehr hellen und einen äusseren mehr körnigen Theil, die sich oft sehr scharf gegeneinander abgrenzen l. c. Taf. V. Fig. 7. Doch kann auch der äussere Dotter wieder an der Oberfläche mehr hell und körnerarm sein. In ganz reifen Eiern der Katze ist der äussere Dotter ganz körnig und gestattet keinen Einblick mehr in das Innere. Pflüger wirft die Frage auf, ob nicht auch das Säugethierei einen Nahrungsdotter habe, ohne dieselbe zu entscheiden.

Beachtung und weitere Untersuchung verdient auch der von Balbiani in neuerer Zeit wieder mehr betonte Dotterkern (*noyau de Balbiani, vésicule embryogène* M. Edw.). Dieses aus den Eiern des Frosches und der Spinne längst bekannte Gebilde soll nach Balbiani eine allgemeine Verbreitung haben — was vorläufig wenigstens thatsächlich nicht begründet ist — und auch den Säugethieren und dem Menschen zukommen (s. Frey, Histologie, übersetzt von Ranvier, Paris 1871, S. 103, Fig. C).

In Betreff der zusammengesetzten Eier führe ich noch folgende Einzelheiten an:

Bei den Insecten geschieht die Eibildung in verschiedener Weise. In den einen Fällen entspricht das Ei einer einfachen Zelle, wie bei den Orthopteren, Libelluliden und Puliciden, in anderen dagegen bildet sich das Ei durch das Zusammenwirken mehrerer Zellen, von denen immer Eine als Eizelle, die andern, die Keimzellen Leydig's, als Dotterbildungszellen Stein oder Einährzellen H. Ludwig zu bezeichnen sind. Diese Zellen sollen in gewissen Fällen mit der Eizelle verschmelzen (Huxley, Weismann), so dass ein einheitlicher Körper entsteht, dem man seine Entstehung aus mehreren Zellen nicht ansieht, welcher Bildungsmodus jedoch für die Musciden von Waldeyer bestritten wird. In anderen Fällen, wie z. B. bei den Aphiden, ergiessen die Keimzellen ihren Inhalt durch besondere hohle Stiele in die Eizelle (Huxley, Lubbock, Claus, Leydig), ohne weiter mit derselben in Verbindung zu treten.

Von den Würmern erinnert die Nemertinengattung *Prorhynchus* am meisten an die Insecten. Hier umhüllen sich nach M. Schultze die blassen körnerarmen Eier im Eierstocke selbst mit getrennten Dotterzellen, die möglicher Weise später in Eine Masse secundären Dotters zusammenfliessen. (Die

Turbellarien S. 61, Tab. VI). Bei den übrigen hierher gehörigen Würmern werden die Eier und der secundäre Dotter in besonderen Organen, dem sogenannten Keimstocke und dem Dotterstocke gebildet und findet sich nur der Unterschied, dass der genannte Dotter, der stets in Zellen gebildet wird, in gewissen Fällen diese Zellen noch erkennen lässt, nachdem er schon das Ei umhüllt hat, in anderen Fällen dagegen vorher mit seinen Elementen in Eine körnige Masse zusammenfliesst.

§ 7.

Erste Entwicklungsvorgänge im befruchteten Eie. Totale Furchung.

Bei allen Geschöpfen beginnt die Entwicklung des Eies mit eigenthümlichen Theilungserscheinungen, die je nach der Beschaffenheit des Eies in verschiedener Weise sich bethätigen, immer und ohne Ausnahme jedoch die Entstehung einer grossen Zahl von zelligen Elementen von der Natur von Protoblasten oder hüllenlosen Zellen zur Folge haben, welche als Baumaterial für den werdenden Embryo dienen. Bei den einfachen Eiern finden sich zwei extreme Formen dieser Theilungen, die die totale und partielle Furchung des Dotters heissen (*Disseptio vitelli partialis et totalis*).

Bei der totalen Furchung zerfällt der gesammte Dotter in zwei, vier, acht und dann immer mehr kleine Abschnitte mit je einem Kerne, sogenannte Furchungskugeln oder Furchungsabschnitte, bis am Ende eine grosse Zahl kleinster solcher Körper gebildet sind, von welchen dann die weitere Entwicklung ausgeht. Die partielle Furchung dagegen betrifft nur den Theil des Dotters meroblastischer Eier, den wir früher Bildungsdotter nannten, der ebenfalls nach und nach in mikroskopische Bildungselemente sich zerklüftet, während der Nahrungsdotter ganz unbetheiligt an diesen Vorgängen ist.

Zwischen diesen beiden in der äusseren Erscheinung sehr abweichenden Vorgängen stehen Formen in der Mitte, die mit totaler Furchung beginnen und damit enden, dass früher oder später ein Theil des Dotters, das heisst der Furchungsabschnitte, zu einem Ernährungsmateriale oder Nahrungsdotter sich umgestaltet und aufgelöst wird.

Bei den zusammengesetzten Eiern zerfällt in den einen Fällen (Cestoden, Trematoden, Turbellarien) das in denselben enthaltene primitive Ei ganz nach Art der totalen Dotterfurchung oder es theilen sich und vermehren sich, wie bei den Insecten, erst nur Gebilde von dem

Werthe von Kernen, wie sie bei jedem Thiere unmittelbar nach der Befruchtung im Dotter auftreten.

Ich schildere nun zunächst die Vorgänge genauer, die im befruchteten Säugethiereie auftreten.

Die allerersten Entwicklungsstadien sind vom menschlichen Eie unbekannt, indem die seltenen Fälle, in denen es möglicher Weise hätte gelingen können, Eier im Eileiter zu finden, nach dieser Seite nicht verwerthet wurden. Um so vollständiger sind unsere Kenntnisse über einige Säugethiere und verdanken wir dies vor Allem den erfolgreichen Bemühungen von Bischoff und von Coste, neben denen auch Barry, Reichert, Hensen, van Beneden und Weil zu nennen sind. Ich folge vor Allem den ausführlichen Darstellungen der erstgenannten Autoren.

Furchung der Säugethiereier.

Das Säugethierei wird in der Regel im Eileiter befruchtet und hier läuft nun der so eigenthümliche und vielbesprochene Furchungsprocess an demselben ab. Das Ei im Eileiter ist anfänglich noch ganz ebenso beschaffen, wie im Eierstocke, und ist mit allen seinen Theilen und von derselben Grösse, umgeben von den angrenzenden Zellen der Membrana granulosa, in die es im Graaf'schen Follikel eingebettet lag, in mehreren Fällen von Bischoff bei belegten Säugethieren im Anfange des Eileiters gesehen worden. Als erstes Zeichen der Befruchtung, welche immer auch durch die an der Dotterhaut haftenden oder innerhalb derselben befindlichen (E. v. Beneden, C. Weil, Hensen) und manchmal noch beweglichen Samenfäden erkannt wird, ergibt sich das Schwinden des Keimbläschens und des Keimfleckes. In zweiter Linie zieht sich der Dotter, der vorher die Dotterhaut ganz erfüllte, etwas zusammen und bildet eine Kugel, die von der Dotterhaut etwas absteht, und, wie Beobachtungen an niederen Thieren ergeben, im Innern ein kernartiges Gebilde enthält. Diesen zusammengezogenen Dotter mit dem neuen Zellenkern nenne ich die erste Furchungskugel und diese ist der Ausgangspunkt einer grossen Menge ähnlicher aber viel kleinerer Gebilde, die durch wiederholte Theilungen in bestimmter gesetzmässiger Weise aus ihr hervorgehen. Zuerst spaltet sich die genannte Kugel unter dem Auftreten einer rings herumgehenden Furche in zwei Halbkugeln (Fig. 5), von denen jede einen Kern enthält. Die beiden neuen Furchungskugeln theilen sich wieder in je zwei durch Furchen, die die erste unter rechtem Winkel schneiden, so dass 4 Kugeln entstehen (Fig. 6), welche bald einfach aneinander liegen, so dass sie zusammen eine Kugel bilden, bald zwei und zwei zusammen kreuzweise gestellt sind. Durch weitere Theilungen dieser 4 ebenfalls kernhaltigen Kugeln bilden sich acht, die schon ganz unregelmässig liegen (Fig. 7), dann 16, 32, 64, die immer kleiner und kleiner werden, (Fig. 8) und so fort, bis

endlich eine grössere Zahl kleinerer Kugeln da sind, die alle ihren Kern im Innern zeigen. Der Dotter, der in den ersten Stadien dieses Theilungsprocesses eine ganz höckerige Oberfläche darbot, so dass er einer Brombeere oder Himbeere verglichen werden konnte, bietet nunmehr wieder eine glatte Oberfläche dar, so dass man das Ei auf den ersten Blick von einem nicht gefurchten nicht unterscheidet, doch erkennt man bei genauerer Untersuchung die kleinsten Furchungskugeln leicht, deren Grösse nach Bischoff zwischen 20 und 45 μ beträgt.

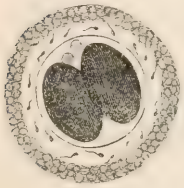


Fig. 5.

Fig 6.

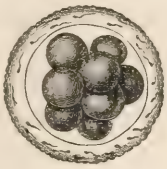


Fig. 7.

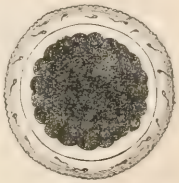


Fig. 8.

Mit den ersten Stadien des Furchungsprocesses treten innerhalb der Zona pellucida ein, zwei oder selbst noch mehr helle rundliche Gebilde auf Richtungsbläschen der Autoren, *globules polaires* Robin), welche neben den Furchungskugeln liegen (Figg. 5, 6), deren Ursprung und Bedeutung noch nicht aufgehellt ist, insofern als man sie bald für Abkömmlinge des Keimfleckes, bald für Inhaltstheile des Keimbläschens, bald für losgelöste Theile der mehr flüssigen Substanz des Dotters gehalten hat und ihnen von der einen Seite eine grosse, von der andern Seite gar keine Wichtigkeit beilegte. Sicher ist, dass diese Gebilde für die Furchung und die Bildung des Embryo von keinem weiteren Belange sind, und möglich, dass sie von der Zwischensubstanz der Dotterelemente herrühren, für welche Annahme namentlich die Untersuchungen von Robin zu sprechen scheinen. Der neueste Autor Oellacher lässt die fraglichen Körperchen vom Keimbläschen abstammen, welche Annahme auf jeden Fall das constante Vorkommen derselben besser erklären würde, als ihre Ableitung vom Dotter.

Dem Bemerkten zufolge ist das Morphologische der totalen Furchung einfach und leicht aufzufassen. Schwierigkeiten zeigen sich erst, wenn

Fig. 5—8. Eier des Hundes aus dem Eileiter, umgeben von der *Zona pellucida* oder Dotterhaut, auf welcher bei allen Eiern Samenfäden haften. Nach Bischoff.

Fig. 5. Ei mit zwei Furchungskugeln und zwei hellen Körperchen neben denselben. Die *Zona* ist noch von den Zellen der *Membrana granulosa* umgeben. — Fig. 6. Ei mit vier Furchungskugeln und einem hellen Korn innerhalb der *Zona*. — Fig. 7. Ei mit 8 Kugeln. — Fig. 8. Ei mit zahlreichen kleineren Kugeln.

man frägt, was diesem Furchungsprocesse zu Grunde liegt und welche Bedeutung die Dotterabschnitte in histologischer Beziehung haben. Nach den früher vorliegenden Thatsachen habe ich bereits in den Jahren 1843 und 1844 den Satz aufgestellt, dass der ganze Vorgang eine Art Zellenvermehrungsprocess sei, bedingt durch die Vermehrung der Kerne der Furchungsabschnitte. Nach dem Schwinden des Keimbläschens bilde sich im ersten Stadium ein neuer Kern im Innern des Dotters, der sich dann um denselben zusammenballe. Im zweiten Stadium theile sich der Kern in zwei, von denen jeder von einer Hälfte des Dotters umgeben wird. Im dritten Stadium zerfallen diese zwei Kerne in vier und entstehen vier Kugeln, und so gehe es fort, bis zum Zerfallen des Dotters in viele kleine Theile. Die Bildung des ersten Kernes bedinge somit die Bildung der ersten Kugel, die Theilung desselben die erste Theilung des Dotters u. s. w. Nie theile sich eine Kugel, bevor dieselbe nicht zwei Kerne erhalten habe, und sehr selten erst dann, nachdem aus den zweien viere geworden seien, in welchem Falle sofort vier Abschnitte entstehen.

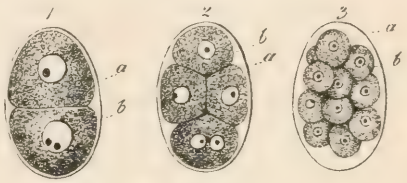


Fig. 9.

Diese meine Auffassung des Furchungsvorganges, die sich wohl des Beifalls der meisten Forscher erfreute, ist nun aber in neuester Zeit durch die Untersuchungen von Auerbach (Nr. 54, II. Heft) gänzlich in Frage gestellt worden, indem nach diesem Forscher bei den Nematoden die Kerne schwinden, bevor die Furchungskugeln sich theilen und nach der Theilung in jeder Kugel neue Kerne sich bilden. Die Hauptergebnisse der Untersuchungen dieses Forschers über die Furchung sind folgende: Nach der Befruchtung schwindet bei den Nematoden das Keimbläschen. Hierauf entstehen zwei neue Kerne an den entgegengesetzten Polen des Eies als anfänglich kleine Vacuolen, die dann heranwachsen, Nucleoli erhalten und zu wirklichen Kernen werden, während zugleich der Dotter sich etwas zusammenzieht und die erste Furchungskugel darstellt. Hierauf rücken diese Kerne einander entgegen in die Mitte des Eies, legen sich aneinander, verschmelzen und vergehen, indem

Fig. 9. Drei Eier von *Ascaris nigrovenosa*, 1. aus dem zweiten, 2. aus dem dritten und 3. aus dem fünften Stadium der Furchung mit 2, 4 und 16 Furchungskugeln, *a* äussere Eihülle, *b* Furchungskugeln. In 1 enthält der Kern der unteren Kugel zwei *Nucleoli*, in 2 die unterste Kugel zwei *Nuclei*.

sie zugleich mit dem Verschwinden an Volumen abnehmen und in die Länge sich ziehen. Gleichzeitig mit diesem Vergehen des Kernes tritt nun aber die »karyolytische« Figur Auerbach's auf, so genannt, weil sie mit der Lösung der Kerne im Zusammenhang steht, nämlich ein hantelförmiger oder achterförmiger heller Centralraum im Dotter, dessen kugelförmige Enden wie ausgezackt und von strahlenförmig angeordneten Dottertheilchen umgeben sind, so dass das Ganze wie zwei durch einen Stiel verbundene Sonnen aussieht. Ist diese karyolytische Figur entstanden, so beginnt die Theilung der ersten Kugel, und während diese vorschreitet, tritt im Verbindungsstücke der Doppelsonne jederseits eine neue Vacuole auf, die nach vollendeter Theilung zu einem ächten Kerne mit einem oder mehreren Nucleoli sich ausbildet. Dieser Kern schwindet dann wieder, indem er die Bildung einer neuen Doppelsonne einleitet, es entsteht eine neue Theilung, wieder neue Kerne, und so geht es fort, bis die Furchung vollendet ist.

Diese neuen Beobachtungen von Auerbach verdienen gewiss die grösste Beachtung, denn wenn sie auch den Furchungsvorgang nicht erklären, so scheinen sie doch mit grosser Umsicht angestellt zu sein und schliessen sich an die Angaben der neueren Botaniker seit Hofmeister an, denen zufolge bei den Pflanzen vor der Zellentheilung in den meisten Fällen die Kerne schwinden und nach der Theilung neu entstehen. Auch haben gleichzeitige und spätere Untersuchungen von Bütschli (Nr. 84), Flemming (Nr. 101) und Fol (Compt. rend. 1875, 18. Januar und Arch. d. Zool. p. Lacaze Duthiers III, p. XXXIII) wesentlich zu denselben Ergebnissen geführt. Nichts destoweniger scheint mir diese Angelegenheit noch keineswegs spruchreif zu sein, und werden fernere Beobachter vor Allem in's Auge zu fassen haben, ob nicht die karyolytische Figur Auerbach's in dieser oder jener Weise als eine Art Kerntheilung gedeutet werden darf; denn so viel scheint sicher, dass die beiden Endpuncte oder Sonnen derselben als Anziehungspuncte auf den Dotter einwirken und betrachte ich die radiäre Anordnung der Dottermoleküle um diese Endpuncte mit Flemming als Beweis einer besonderen Richtung der Dotterbestandtheile, die, wie mir scheint, unter dem Einflusse der genannten Puncte statt hat, welchen Einfluss man Attraction nennen kann, wenn man unter diesem Worte nicht an eine Massenattraction denkt. In dieser Weise habe ich schon seit langem die Zellentheilung und die Furchung erklärt (Gewebelehre, 5. Aufl., S. 27), nur dass ich die Zellenkerne als die Ausgangspuncte der Theilungen ansah, was nun möglicherweise nach den Erfahrungen der genannten Autoren nicht ganz richtig ist, indem vielleicht an der Stelle fertiger Kerne zwei in Bildung begriffene solche

Elemente die Rolle der Attractionspuncte übernehmen. Auch betonte ich, wie später M. Schultze, die Contractilität des Zelleninhaltes und des Dotters als wahrscheinlich von Einfluss bei den Zellentheilungen und Furchungen, wie ich auch jetzt noch glaube, nicht mit Unrecht, und bemerke ich noch, dass auch Auerbach auf dieses Phänomen Gewicht legt.

Eine totale Furchung, wie sie das Säugethierei durchmacht, kommt auch sehr vielen Wirbellosen zu, unter denen ich vor Allem die Nematoden und Radiaten namhaft mache. Bei den Wirbelthieren dagegen findet sich eine totale Furchung, bei welcher alle Furchungsabschnitte zur Bildung des Embryo verwendet werden, ausser bei den Säugern nirgends, indem zwar die Batrachier, Störe (Kowalewsky, Wagner, Owsjannikow) und Petromyzon wohl im Anfange der Entwicklung eine totale Furchung zeigen, später jedoch nur ein Theil der Furchungsabschnitte zur Anlage der Organe und Systeme verwendet wird, während der Rest als Nahrungsdotter dient.

Die Furchungskugeln oder Dotterabschnitte haben bei allen Thieren die Natur hüllenloser Zellen oder von Protoblasten, doch soll nicht verschwiegen werden, dass ältere und neuere Forscher an denselben die Anwesenheit von Hüllen behauptet haben. Es hat jedoch selbst die scheinbar schlagendste Thatsache nach dieser Seite, das an den Furchungskugeln der Batrachier bei ihrer Theilung auftretende Faltensystem, bei genauerer Prüfung als nicht beweisend sich ergeben. (M. Schultze, No. 21).

Anmerkung. Ransom hat bereits im Jahre 1854 mitgetheilt, dass der Dotter von Gasterosteus Bewegungen zeige, und 12 Jahre später (Nr. 181) über diese Bewegungen bei verschiedenen Fischeiern wichtige Erfahrungen veröffentlicht, aus denen hervorgeht, dass diese Bewegungen den Bildungsdotter betreffen und in der Regel erst nach der Befruchtung eintreten, und zwar schon bevor die Furchung beginnt. Vor den letzten Beobachtungen Ransom's hatte übrigens auch Reichert beim Hechteie Bewegungen gesehen und vor den Erfahrungen Ransom's überhaupt hatten schon Ecker an den Furchungskugeln des Frosches und Siebold und ich an denen von Planarien solche Contractionen gefunden. Zu diesen Thatsachen kommen nun noch zahlreiche neue Erfahrungen über Bewegungen an Eiern, Furchungskugeln und embryonalen Zellen von denen ich die von Stricker, Vintschgau, C. Weil und His besonders namhaft mache, und erscheint es nun wohl sicherlich als nicht ungerechtfertigt, wenn man diesen Bewegungen bei der Furchung eine Rolle zuschreibt.

Diese Bewegungen sind vielleicht noch in einer anderen Beziehung von Interesse. Schon C. Vogt hat den Gedanken ausgesprochen, dass vielleicht Lageveränderungen von embryonalen Zellen die Folge von Bewegungen der-

selben seien, und Stricker hat diese Möglichkeit entschiedener betont und zur Erklärung gewisser Vorgänge am Batrachierei verwerthet. Aehnlich haben sich auch andere Autoren in Betreff des Vogeleies ausgesprochen, und glaube auch ich, dass diese Verhältnisse alle Beachtung verdienen und dass Verschiebungen und Wanderungen von Furchungskugeln und embryonalen Zellen vielleicht häufiger sind als man denkt.

Eine ganz neue Erklärung über das Zustandekommen der Furchung hat Götte in seinem grossen Werke über Bombinator aufgestellt, wonach der ganze Vorgang durch physikalische Phänomene erklärt werden soll, bei denen eine Wasseraufnahme durch den Dotter als das *Primum movens* erscheint. Da ich Götte's Ansicht über die Bedeutung der Eier nicht theile (siehe oben), so liegt für mich auch keine Veranlassung vor, die Furchung nicht als ein vitales Phänomen aufzufassen. Allein selbst wenn ich Götte's Ansichten nach dieser Seite mich anschliessen könnte, so würde ich doch nicht in der Lage sein, seine Hypothese anzunehmen, die mir in hohem Grade gekünstelt und einseitig erscheint und vor Allem für die grosse Zahl von Eiern nicht passt, die nicht im Wasser sich entwickeln und für die partielle Furchung kaum verwerthet werden könnte. — Nicht in directem Zusammenhange mit der Hypothese von Götte sind die Schilderungen, die er von den Kernen der Furchungskugeln der ersten Stadien gibt, die er »Lebenskeime« nennt, welche am citirten Orte nachgesehen werden mögen. —

Mit Hinsicht auf das nun von verschiedenen Seiten betonte Schwinden der Kerne der Furchungskugeln vor der Theilung derselben und den Hinweis auf das sehr verbreitete Schwinden der pflanzlichen Zellenkerne vor den Zellentheilungen erlaube ich mir, um vor voreiligen Schlüssen zu warnen, die Bemerkung, dass die ältere Histologie nicht ohne Grund bei den Thieren eine Theilung der Kerne vor der Zellentheilung behauptet hat. Denn es sind sowohl in wachsenden embryonalen Geweben, als auch bei Erwachsenen in Gegenden, wo Zellen sich vermehren, nirgends kernlose Zellen zu beobachten, wie es doch der Fall sein müsste, wenn die Kerne gesetzmässig vor der Zellentheilung vergingen. Wohl aber finden sich in solchen Geweben ungemein häufig mehrfache Kerne. Man hüte sich also davor, Alles über einen Leisten zu schlagen und die neuesten Beobachtungen über die Furchungen ohne Weiteres zu verallgemeinern.

Die radiäre Anordnung des Inhaltes der Furchungskugeln haben ausser Auerbach, Bütschli und Flemming auch Fol bei Geryonia (Jenaische Zeitschr. Bd. VII) und Pteropoden (Compt. rendus 1875), Oellacher bei Fischen, Schenk bei Serpula und schon früher Kowalewsky und Kupffer gesehen, wie letzteres Flemming hervorhebt. (Nr. 101a, S. 105).

Als diese Blätter zum Drucke abgehen sollten, erhielt ich die neue, wichtige Arbeit von Strasburger (Nr. 233), der zu Folge meine oben gegebene Andeutung, dass die Kerne bei der Zellentheilung und Furchung doch möglicherweise nicht verschwinden, sondern sich theilen, von diesem Forscher durch eine Reihe von Thatsachen begründet wird, die z. Th. auch auf Beobachtungen an Thieren (Eier von Phallusia) und auf neue Erfahrungen von Bütschli sich stützen. Mit Bezug auf Einzelheiten muss auf die betreffende Arbeit verwiesen werden, und bemerke ich nur, dass nach Strasburger die Kerne vor der Theilung sich vergrössern und spindelförmig werden. Zugleich

wird der ganze Kern in seinem Innern streifig, welche Streifen von einem Pole des verlängerten Kernes zum anderen verlaufen. Hierauf sammelt sich eine von beiden Polen abgestossene Substanz zu einer Platte im Aequator der Streifen an und dann vollzieht sich die Trennung der beiden Kernhälften innerhalb der äquatorialen Platte, während ein mittlerer Theil der Platte zu fadenförmigen Strängen ausgedehnt wird. Ebengetheilte Kerne sind homogen, später werden sie blasenförmig und erhalten Nucleoli, um vor jeder neuen Theilung wieder homogen zu werden.

§ 8.

Partielle Furchung. Furchung des Vogeleies.

Die partielle Furchung ist zuerst von Rusconi und später besonders von Vogt am Fischeie beobachtet worden, doch gelang es auch dem letzteren nicht, über die derselben zu Grunde liegenden Vorgänge ins Reine zu kommen. Erst im Jahre 1844 wurde durch meine Beobachtungen bei den Cephalopoden Nr. 134 dieser interessante Vorgang so verfolgt, dass es gelang, denselben mit der totalen Furchung in Ein Bild zu vereinen und das beiden Gemeinsame zu erkennen. Da meine Erfahrungen über die Cephalopoden immer noch als massgebend erachtet werden dürfen, so will ich mit der Schilderung derselben beginnen, um so mehr, als die weniger gekannte Furchung des so wichtigen Hühnereies wesentlich in derselben Weise abzulaufen scheint.

Furchung der Cephalopoden.

Bei den Tintenfischen furcht sich an dem ovalen Eie nur eine ganz kleine Stelle in der Nähe des spitzen Endes. Im ersten von mir gesehenen Stadium Fig. 10,1 waren hier zwei leicht hervorragende Hügel, die jedoch nur an der Stelle, wo sie aneinanderstiessen, durch ein kurzes Segment einer Kreislinie begrenzt und durch eine seichte Furche von einander getrennt waren, im Uebrigen jedoch ohne Grenze in den Dotter verliefen. Jeder Hügel enthielt einen Kern mit Kernkörperchen in der Mitte und um denselben lag eine feinkörnige Masse, welche sich früher im Dotter nicht vorgefunden hatte. Dies ist das zweite Stadium der Furchung. Das erste, in dem Ein Hügel mit Einem Kern vorhanden sein wird, habe ich nicht mit Sicherheit gesehen, dagegen habe ich mich davon überzeugt, dass das Keimbläschen schon vor dem Legen der Eier und vor der Furchung schwindet.

Weiter theilen sich die ersten zwei Furchungsabschnitte so, dass vier Segmente entstehen, von denen jedes seinen Kern enthält (Fig. 10,2), welche an ihrem äusseren Rande durch eine sehr schwache Furche von der übrigen Dottermasse abgegrenzt sind, und somit wie

alle späteren Segmente nur als Erhebungen derselben erscheinen. Diese vier Segmente theilen sich im weiteren Verlaufe in acht, jedes Segment wieder mit einem Kern (Fig. 10,3). Nun theilen sich, nachdem

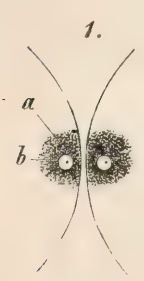


Fig. 10.

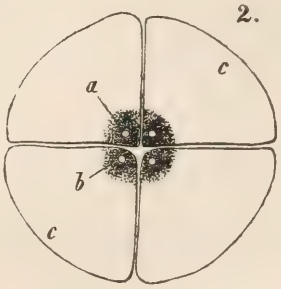


Fig. 10.

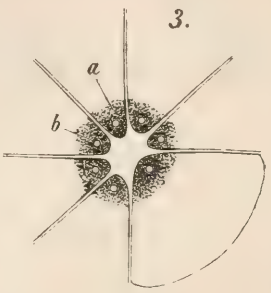


Fig. 10.

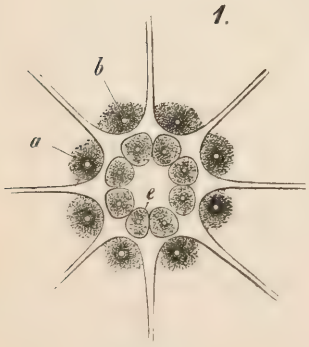


Fig. 11.

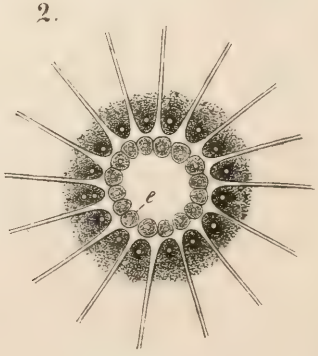


Fig. 11.

Fig. 10. Keimstellen der Eier von *Sepia officinalis* während der Furchungen in 40maliger Vergrösserung. In den Segmenten sind die Körner des Dotters nicht dargestellt.

1. Keimstelle des 2. Stadiums mit 2 Furchungssegmenten.
   a Körnchenhaufen in der Mitte des Segmentes.
   b Kern mit Kernkörperchen.
2. Keimstelle des 3. Stadiums mit 4 Furchungssegmenten, *a b* wie vorhin; *c* äussere Begrenzungslinie der Segmente.
3. Keimstelle mit 7 Furchungssegmenten, 6 Achtels- und 1 Viertelssegmente.

Fig. 11. Keimstellen von sich furchenden Sepiaeiern 40mal vergr. *a* und *b* wie in Fig. 10.

1. Keimstelle des 5. Stadiums mit 8 Segmenten und der ersten Generation von Furchungskugeln *e*.
2. Keimstelle des 6. Stadiums mit 16 Segmenten und 16 Kugeln. In einem Segmente 2 Kerne, eine Bildung, die der Abschnürung der Segmentspitzen vorausgeht.

in den acht Segmenten je zwei hintereinander liegende Kerne entstanden sind (wie in Fig. 11,2), dieselben so, dass ihre Spitzen als vollkommene Furchungskugeln sich ablösen, während der Rest als ein neues, weiter nach aussen liegendes Segment erscheint, und dann liegen in diesem fünften Stadium acht vollkommene Furchungskugeln ringförmig beisammen in dem von den acht neuen Segmenten begrenzten kreisförmigen Raume (Fig. 11,1). Während dies geschieht, hat auch die feinkörnige Masse, die dem Bildungsdotter der Hühnereier verglichen wer-

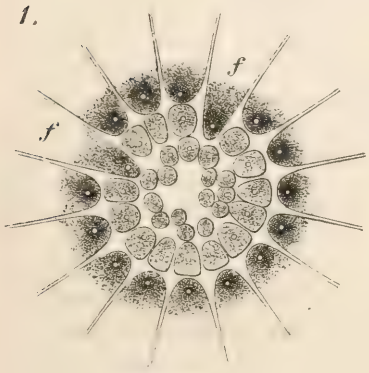


Fig. 12.

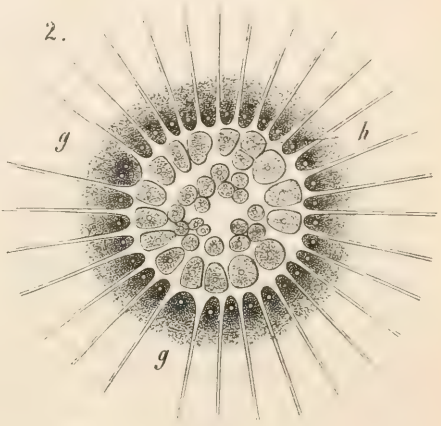


Fig. 12.

den kann, sich vermehrt und ist in allen Kugeln und Segmenten um die Kerne angehäuft.

Von nun an geht der Furchungsprocess unter beständiger Kernvermehrung in der Art weiter, dass 1) die Segmente wiederholt in der Richtung der Radien der sich furchenden Keimstelle in neue Segmente sich theilen (Fig. 12,2 *gg*) und 2) abwechselnd damit die neuen Segmente immerwährend durch Querthei-

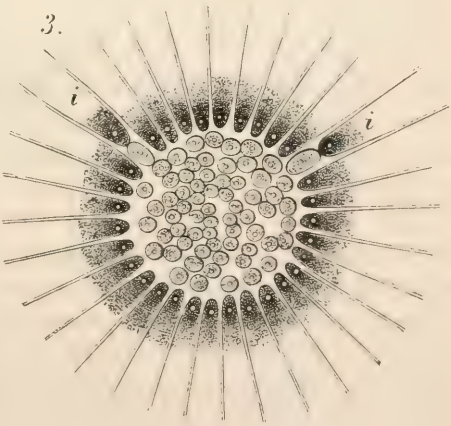


Fig. 12.

Fig. 12. Keimstellen von sich furchenden Sepiaeiern 40mal vergr.
1. 7. Stadium. Zwei Segmente *f* stehen noch auf der 6. Stufe.

lung an der Spitze in Furchungskugeln und neue, weiter nach aussen stehende Segmente zerfallen Fig. 11. Fig. 12[2]. Während dies geschieht, theilen sich auch die Furchungskugeln selbst immer weiter, und entsteht so schliesslich eine grosse Zahl kleiner Abschnitte. Sein Ende erreicht der Vorgang dadurch, dass an den letzten Segmenten, ohne dass vorher die Kerne sich theilen, die Spitzen zu Kugeln sich abschnüren, und besteht dann der Keim ganz und gar aus einer Scheibe von kernhaltigen Kugeln, welche schliesslich unter immer neuer Vermehrung zu den Anlagen der embryonalen Organe zusammentreten.

Anmerkung. Die Furchung der Cephalopoden hat in der neuesten Zeit auch Ussow Nr. 251 verfolgt und im Wesentlichen dasselbe gefunden wie ich, nur lässt er das Keimbläschen nicht schwinden und in die Kerne der Furchungsabschnitte übergehen. Die Abweichungen seiner Darstellungen rühren wohl davon her, dass er weniger *Sepia* als andere Gattungen untersuchte, und vermag ich nicht zu erkennen, woher Ussow die Berechtigung nimmt, meine Beobachtungen als ungenau und bei anomalen Bedingungen vorgenommen zu bezeichnen. Obschon vor mehr als 30 Jahren angestellt, habe ich doch keinen Grund, an der Richtigkeit meiner Beobachtungen zu zweifeln, für welche als Beleg noch meine Tagebücher von damals vorliegen.

Furchung des Vogeleies.

Die Furchung des Vogeleies findet im Innern der Henne während des Durchtrittes des Eies durch den Eileiter und Uterus statt und ist am gelegten Ei nahezu ganz abgelaufen. Zum richtigen Verständnisse derselben ist es am zweckmässigsten, vom gelegten befruchteten Ei auszugehen und dasselbe in erster Linie in seiner Gesammtheit kurz zu schildern.

Gelegtes befruchtetes Hühnerei.

Das gelegte befruchtete Hühnerei zeigt ausser dem eigentlichen Ovum oder dem Dotter mit Inbegriff der Dotterhaut noch äussere, im Uterus und Eileiter durch Absonderungen dieser Theile gebildete Hüllen, die als Schale, Schalenhaut und Eiweisshülle bezeichnet werden.

Schale.

Die Schale, *testa*, die nach Prout in 100 Theilen 97% kohlensauren Kalk, 1% phosphorsauren Kalk und 2% organische Materie enthält, besteht aus organischer amorpher Grundlage und Kalksalzen, die in Gestalt von Körnchen oder grösseren, mehr weniger krystallähnlichen Massen mit krystallinischer Textur in dieselbe eingelagert sind, so jedoch, dass die äusseren Schichten der Schale einen feineren, die inneren einen gröberen Bau haben und namentlich zu innerst wie be-

2. 8. Stadium. Die Segmente *g*, von denen eins zwei Kerne enthält, stehen auf der Stufe des 7. Stadiums. Eine Furchungskugel der äussern Reihe ist in zwei zerfallen.

3. 9. Stadium. An zwei Segmenten *i* haben sich die Spitzen abgeschnürt.

sondere warzen- oder höckerähnliche Vorsprünge *Mammillae*. Nathusius und bei dickeren Schalen selbst säulenförmige Gebilde entstehen, die an die Prismen der Muschelschalen erinnern s. Nathusius, No. 163, Taf. XV. Bei allen Vögeln zeigt die Schale eine grosse Menge von Porenkanälen, die der äusseren Luft einen leichteren Zutritt zu den inneren Eitheilen gestatten. Beim Strauss stehen diese Kanäle gehäuft, sonst vereinzelt und messen beim Huhn 22—29 μ nach Nathusius. 38—54 μ nach Wittich. Diese Poren münden jedoch nicht an der äusseren Oberfläche aus, sondern es ist hier die Schale noch von einem dünnen kalkarmen Oberhäutchen bedeckt, das bei manchen Vögeln Sitz einer besonderen Färbung ist.

Schalenhaut.

Die Schalenhaut, *Membrana testae*, kann leicht in zwei Lagen getrennt werden, eine äussere festere und gröbere, und eine innere zartere, glattere, welche, so lange als das Ei im Uterus sich befindet, und auch am eben gelegten Eie überall an einander liegen, bald aber, sowie das Ei sich abkühlt, am stumpfen Eipole auseinander weichen und Luft zwischen sich aufnehmen, wodurch der sogenannte Luftraum gebildet wird, der mit der Zeit, namentlich bei eintretender Entwicklung immer mehr sich vergrössert. Beide Schalenhäute haben einen lamellösen Bau, und bestehen aus dicht verfilzten anastomosirenden Fasern, die im Ansehen und in den chemischen Characteren an elastische Fasern erinnern, und in der inneren Schalenhaut im Allgemeinen feiner sind als in der äusseren Lage.

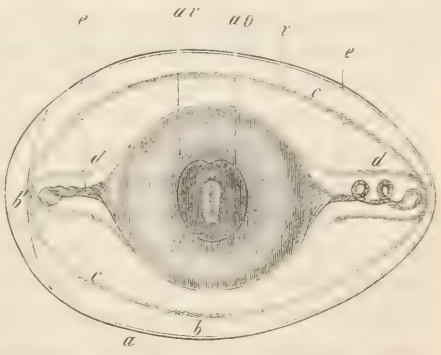


Fig. 13.

Eiweiss.

Das Eiweiss, *Albumen*, bildet in der Nähe des Dotters eine Art Membran (*M. chalazifera*), welche an den den Eipolen entsprechenden Gegenden in zwei eigenthümliche, in entgegengesetzter Richtung spiralig

Fig. 13. Ein Ei etwa 24 Stunden bebrütet, doch so, dass die Schale und die Schalenhaut nur im Durchschnitte erscheinen. Nach v. Baer. *ao Area opaca* oder Gefässhof, die *Area pellucida* mit der Embryonalanlage umgebend, *av Area vitellina*. Dotterhof, mit einem dunkleren inneren und einem helleren äusseren Theile, die Grenze des Blastoderma bildend; *v* Dotter; *e* Hagelschnüre, Chalazae; *a* Schale, *b* Schalenhäute; *b'* Luftraum zwischen beiden Schalenhäuten, *c* Grenze zwischen dem äusseren und mittleren Eiweiss; *d* Grenze zwischen dem mittleren und innersten Eiweiss.

gedrehte Ausläufer, die Hagelschnüre, *Chalazae s. Grandines*, ausgezogen ist, von denen der gegen den spitzen Eipol gerichtete bis an die dichtere mittlere Eiweisslage herangeht und dieser etwas anhaftet, während der andere mehr frei im inneren flüssigen Eiweiss flottirt. Auf diese dichtere Eiweisshülle folgt im gelegten Eie eine zweite, sehr flüssige Eiweissschicht, darauf eine mittlere Lage von der Festigkeit einer weichen Gallerte und endlich eine äusserste wieder mehr flüssige Schicht.

Bildung der Eihüllen.

Die genannten Hüllen werden im Eileiter und Uterus des Huhnes gebildet. Die Befruchtung der Eier geschieht beim Huhne im obersten Theile des Eileiters, woselbst Oellacher in neuester Zeit auch Samenfäden gefunden hat, und reicht Eine Begattung aus, um 5—6 Eier zu befruchten (Coste), nach Harvey bis zu 20. Manche Hennen legen alle 24 Stunden ein Ei, jedoch mit zeitweisen Intermissionen von Einem Tage, andere alle 36 Stunden. Drei bis 6 Stunden nach dem Legen eines Eies findet man, dass das erweiterte Ende des Eileiters oder der Trichter *(Infundibulum)* einen reifen grossen Follikel des Eierstocks umfasst hat, worauf dann der Follikel reisst und das Ei austritt. Hierauf geht dieses in kaum mehr denn 3 Stunden (Coste) durch die oberen zwei Dritttheile des Eileiters, deren Länge circa 25cm beträgt, hindurch, woselbst das Eiweiss um den Dotter sich anlegt und die Hagelschnüre gebildet werden, wobei das Ei durch die peristaltischen Bewegungen des Eileiters in spiraliger Richtung weiterschreitet. Hierbei muss die weiche Eiweisshülle um den Dotter rascher gedreht werden, als derselbe sich bewegt, was das Sichausziehen des Eiweisses an beiden Enden zu den Chalazen und die Drehungen derselben in entgegengesetzten Richtungen bewirkt.

Ist das Eiweiss angelegt, so verweilt das Ei im engeren unteren Theile des Eileiters, der etwa 10cm Länge hat, etwa 3 Stunden, und hier erhärtet dann eine Ausscheidung dieser Theile zu den faserigen Schalenhäuten, die demnach am ehesten den faserigen Cuticularbildungen zu vergleichen sind.

Im Uterus endlich sondert die Mucosa ein kalkhaltiges Secret ab, das auf die Schalenhaut sich niederschlägt, hier nach und nach erhärtet und in 12—18—24 Stunden die Schale erzeugt.

In Betreff mancher Einzelheiten, den Bau und die Bildung der Eihüllen anlangend, verweise ich vor Allem auf die Arbeiten von Meckel v. Hemsbach (Zeitschr. f. w. Zool., Bd. III), Landois (Ebenda, Bd. XV), Blasius (Ebenda, Bd. XVII), v. Nathusius (Ebenda, Bd. XVIII) und Coste (No. 2).

Der Dotter des gelegten befruchteten Eies weicht in Einer Beziehung sehr wesentlich von dem des unbefruchteten und des reifen

Eierstockseies ab, insofern als der Bildungsdotter, der von nun an einen neuen Namen erhalten muss und Keim, *Blastos*, oder Keimhaut, *Blastoderma*, heissen soll, jetzt ganz und gar aus geformten kugeligen Elementen besteht, die, wie wir seit Schwann und Remak wissen, alle die Bedeutung von kernhaltigen Zellen haben, wogegen allerdings der Nahrungsdotter vorläufig noch dieselbe Beschaffenheit zeigt, wie früher.

Keimhaut, Blastoderma.

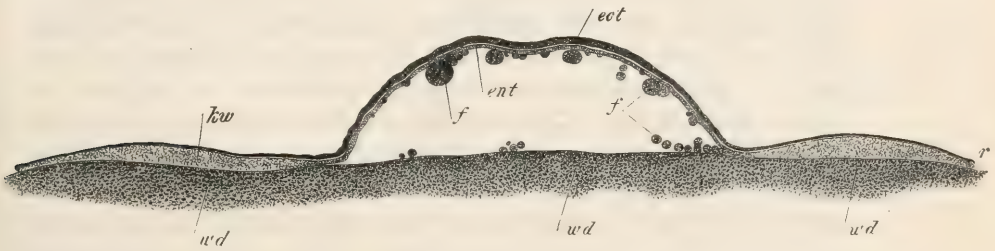


Fig. 14.

Die Keimhaut eines solchen Eies (Fig. 14) misst im Mittel 3,5 bis 4,0 mm im Durchmesser und besteht aus zwei Lagen oder Blättern, von denen jedoch in der Regel nur das äussere vollkommen angelegt ist. Dieses äussere oder obere Keimblatt, *Ectoderma*, (*ect*) bildet eine vollkommen zusammenhängende kreisförmige Platte, die in der Mitte etwas dicker ist als am Rande und mit der äusseren Fläche unmittelbar an die Dotterhaut angrenzt. Dasselbe ist in der Mitte mehrschichtig, am Rande dagegen aus einer einfachen Lage von Zellen gebildet, die hier mehr Pflasterzellen, dort mehr Cylinderzellen gleichen und Alle kleine dunkle Granula und deutliche bläschenförmige Nuclei mit 1—2 Kernkörperchen zeigen.

Aeusseres Keimblatt.

Das untere oder innere Keimblatt, *Entoderma*, (*ent*) zeigt am eben gelegten Ei ein minder beständiges Verhalten und ist in verschiedenen Graden der Vollkommenheit ausgebildet, so dass es in den einen Fällen eine zusammenhängende untere Lage der Keimhaut darstellt, in andern dagegen stellenweise aus unvollkommen vereinigten oder selbst hie und da noch ganz getrennten Elementen besteht. Immer und ohne

Unteres Keimblatt.

Fig. 14. Blastoderma eines gelegten befruchteten Eies des Huhnes, das in der Mitte in Folge eines Schrumpfens der Theile vom weissen Dotter sich abgehoben hat, so dass die Keimhöhle unverhältnissmässig weit erscheint. Vergr. circa 37mal. *wd* Weisser Dotter unter dem *Blastoderma*; *ect Ectoderma, ent Entoderma*; *kw* Keimwulst, d. h. verdickter Randtheil des Entoderma; *ff* Furchungskugeln am Boden der Keimhöhle und an der unteren Seite des Blastoderma; *r* Rand des Blastoderma, an dessen Bildung beide Keimblätter Antheil nehmen.

Ausnahme jedoch ist das innere Keimblatt am Rande der Keimhaut in einer Zone von beiläufig 1,0—1,3mm Breite gut ausgebildet und dick und stellt eine Bildung dar (*kw*), die ich Keimwulst nennen will (Randwulst, Götte).

Keimwulst. Dieser Keimwulst ist sowohl an seiner unteren Fläche, als auch am Rande stets scharf gegen den weissen Dotter abgegrenzt. In dem der Mitte der Keimhaut zugewendeten Theile ist derselbe dicker und misst bis zu 0,1mm und darüber, wogegen seine äussere Hälfte sich verdünnt und zusammen mit dem äusseren Keimblatte und so weit wie dieses sich erstreckend zugeschärft ausläuft. Der Zusammensetzung nach besteht das innere Keimblatt im Keimwulste wesentlich aus runden kernhaltigen Zellen von 20—30μ Grösse, die alle von gleichmässig grossen runden Körnern erfüllt sind, wie sie in allen Elementen des innern Keimblattes vor der Bebrütung sich finden. Elemente des weissen Dotters finden sich dagegen in diesem Keimwulste ganz bestimmt nicht. Dagegen enthält derselbe eine wechselnde Menge schon von Remak gesehener grosser körniger Kugeln von 40—60—80μ Durchmesser, die nichts anderes als Ueberreste der früheren Furchungskugeln sind.

In der Mitte der Keimhaut liegt an der unteren Seite des äusseren Keimblattes bald eine zusammenhängende Lage ähnlicher runder Zellen, wie sie im Keimwulste sich finden, in einfacher, stellenweise selbst in doppelter Lage. In anderen Fällen stellen dagegen diese Zellen, wie His dies richtig geschildert hat, eine unterbrochene, mit Lücken versehene Platte dar. Auch hier finden sich grosse Furchungskugeln (Fig. 14 *ff*) in wechselnder Menge zwischen den kleineren Elementen.

Der weisse Dotter ist an der unbebrüteten Keimhaut unterhalb der Mitte derselben durch eine spaltenförmige, sehr enge (niedrige) Höhle, Keimhöhle. die Keimhöhle, von der Keimhaut geschieden. Hier finden sich diesem Dotter anliegend, eine wechselnde Zahl von grösseren und kleineren Furchungskugeln, von denen es schwer ist, zu entscheiden, ob sie von der Keimhaut sich abgelöst haben oder in natürlicher Lagerung sich befinden. Aus dem Umstande, dass manchmal einzelne dieser Furchungskugeln wie in Gruben des Bodens der Keimhöhle stecken, scheint zu folgen, dass in der That ein Theil derselben hier seinen natürlichen Sitz hat.

Der Boden der Keimhöhle ist übrigens sonst an erhärteten Präparaten durch eine scharfe Grenzlinie (eine Membran nach His) gegen die Keimhöhle abgegrenzt und besteht aus feinkörnigem Dotter, der als weisser Dotter angesprochen werden darf. Eine ebensolche Grenzlinie

zieht sich auch unter dem Keimwulste als Begrenzung des weissen Dotters hin.

Die Inhaltskörner der Zellen des unteren Keimblattes und der in und an diesem Blatte gelegenen Furchungskugeln sehen zwar den dunklen Kugeln in den Elementen des weissen Dotters ähnlich, weichen jedoch dadurch sehr wesentlich von ihnen ab, dass sie in Essigsäure erblassen und, wie mir schien, auch, wenigstens zum Theil, sich lösen. Alle Keimhautzellen, auch die des inneren Blattes besitzen im Innern ächte, typische Nuclei mit einem oder zwei grossen Nucleoli und haben diese Kerne nicht die geringste Aehnlichkeit mit den Inhaltskörnern der betreffenden Zellen. Ebenso sind dieselben auch ganz und gar verschieden von den dunkeln Kugeln der Elemente des weissen Dotters und mache ich wiederholt besonders darauf aufmerksam, dass die letzteren in dünner Ueberosmiumsäure dunkel bis schwarz sich färben, die ächten Kerne der Keimblätter dagegen in diesem Reagens stets blass erscheinen und in der Regel gar nicht erkennbar sind, wogegen sie durch Carmin sehr schön vortreten.

Aus Allem diesem folgt, dass das Blastoderma des gelegten befruchteten Eies und der weisse Dotter zwei ganz verschiedene und scharf getrennte Bildungen sind.

Die ganze Keimhaut liegt, wie der Bildungsdotter des unbefruchteten Eies, dem weissen Dotter da auf, wo derselbe sich in das Innere des gelben Dotters hineinzieht, so jedoch, dass ihr Rand diese Stelle überragt und die Mitte durch die vorhin schon erwähnte Keimhöhle von dem weissen Dotter geschieden ist. Da der Rand somit nicht nur eine Lage weissen Dotters, sondern auch gelben Dotter bedeckt, so erscheint derselbe dunkler und undurchsichtiger, ebenso wie der spätere dunkle Fruchthof (*Area opaca*), die Mitte der Keimscheibe dagegen, weil unter ihr Flüssigkeit und weisser Dotter sich befindet, heller, wie der spätere helle Fruchthof (*Area pellucida*); doch zeigt diese Mitte noch wie eine centrale Trübung (Pander's Kern des Hahnentrittes), herrührend von dem durchschimmernden Zapfen weissen Dotters, der in das Innere des Eies sich hineinzieht. Löst man die Keimhaut rein vom Dotter ab, so erscheint sie ebenfalls in der Mitte hell und am Rande dunkel, entsprechend der hier befindlichen starken Verdickung des unteren Keimblattes, dem Keimwulste.

Der unter der Keimhaut gelegene, sowie der an den Rand derselben angrenzende weisse Dotter zeigt eine unbestimmte Zahl von mit heller Flüssigkeit gefüllten Hohlräumen (*Dottervacuolen*, His), die als Zeichen der beginnenden Verflüssigung dieses Theiles des Nahrungsdotters aufzufassen sind.

Furchung des Vogeleies.

Fragen wir nun nach gewonnener Kenntniss des Baues des gelegten befruchteten Eies, woher die zelligen Elemente der Keimhaut stammen, so ergibt sich, dass dieselben einer partiellen Furchung ihren Ursprung verdanken, die mit derjenigen der Cephalopoden die grösste Aehnlichkeit hat. Diese Furchung, welche im unteren Theile des Eileiters abläuft, hat Coste im Jahre 1848 entdeckt (*Comptes rendus*) und in seinem grossen Werke durch eine Tafel Abbildungen erläutert (Nr. 11 Pl. II), welche jedoch nur Flächenbilder gibt und über die im Innern der sich furchenden Stelle statthabenden Vorgänge keinerlei Aufschlüsse liefert, wie denn überhaupt Coste nicht dazu kam, über die der

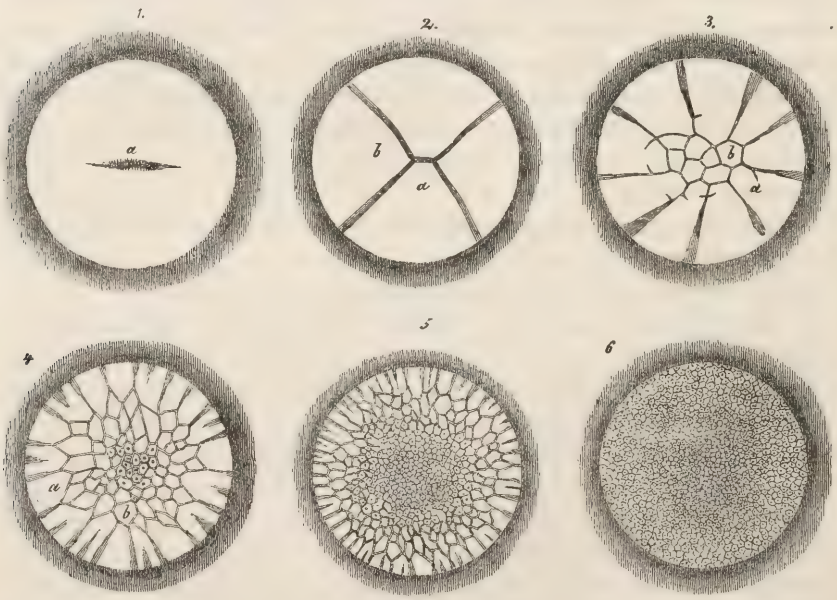


Fig. 15.

Fig. 15. Sechs Furchungsstadien der Keimschicht des Hühnereies nach Coste. Alle von Eiern aus dem unteren Theile des Eileiters und dem sogenannten Uterus. Grösse der Keimschicht 3 mm, 1. Keimschicht mit 2 Segmenten, 2. Keimschicht mit 4 Segmenten, 3. dieselbe mit 9 Segmenten und 7 Furchungskugeln, die sich polygonal gegen einander abgrenzen, 4. dieselbe mi 18 Segmenten, von denen einzelne Andeutungen neuer Theilungslinien zeigen, und vielen polygonalen Furchungskugeln, von denen einzelne einen centralen dunkleren Körper (Kern?) zeigen, 5. Keimschicht nahe am Ende der Furchung mit zahlreichen kleinen Segmenten am Rande und sehr vielen Furchungskugeln, 6. Keimschicht mit ganz kleinen gleichmässig grossen Elementen, die zwei Schichten bilden, von denen die untere nicht vollständig ist. Die Elemente einer solchen Keimschicht haben die Natur kernhaltiger Protoblasten und kann dieselbe nun Keimhaut, *Blastoderma*, oder Keim heissen.

Furchung des Vogeleies zu Grunde liegenden Momente sich zu äussern, um so weniger, als er von Kernen in den Furchungssegmenten und grösseren Furchungskugeln nichts wahrgenommen hatte. — Ausser Coste hat niemand weiter als Oellacher und Götte von der Furchung des Hühnereies gehandelt und doch hätte dieser wichtige Vorgang wohl eine genauere Berücksichtigung verdient. Oellacher hat das Verdienst, die ersten Durchschnitte durch die Furchungsstelle des Hühnereies beschrieben zu haben, doch hat er leider versäumt, an den Keimen, die er durchschnitt, die Flächenbilder zu studiren, und sind daher die von ihm gegebenen Aufschlüsse nicht so erschöpfend, als es wünschbar wäre, abgesehen davon, dass er eigentlich nur drei jüngere Furchungsstadien sah. Noch fragmentarischer sind die Angaben von Götte (Nr. 108), der nur Ein jüngeres Stadium beobachtet, dasselbe jedoch weder genauer beschrieben, noch abgebildet hat. Dagegen gibt dieser Forscher mehrere Abbildungen von Schnitten älterer Stadien aus dem untersten Ende des Eileiters.

Ich selbst habe mich im Sommer 1875 der Mühe unterzogen, die Furchung des Hühnereies genauer zu untersuchen und theile im Folgenden die erhaltenen Resultate mit.

Die Furchung des Hühnereies beginnt im unteren Theile des Eileiters, in welchem die Schalenhäute erzeugt werden, und finden sich die früheren Stadien ausnahmslos an Eiern, die noch keine Spur der Kalkschale zeigen. Das erste Stadium sah ich nur einmal (Fig. 16). Die Keimscheibe war weiss, nahezu 3mm gross, von einem schmalen dunklen Hofe umgeben und durch eine mittlere bogenförmige Furche unvollständig in zwei Hälften geschieden, an denen keine weiteren Besonderheiten, namentlich auch keine Andeutungen von Kernen noch von Resten des Keimbläschens zu bemerken waren, von welch letzterem ich noch besonders hervorheben will, dass dasselbe ohne Ausnahme im oberen Theile des Eileiters schwindet und auch an Eileitereiern, die noch keine Furchung zeigten, von mir stets vermisst wurde, ja selbst an nicht befruchteten Eiern während ihres Durchganges durch die Tuba und den Uterus zu Grunde geht.

Das zweite Furchungsstadium sah ich ebenfalls nur Einmal (Fig. 17). Die betreffende Keimscheibe hatte eine weisse Mitte von 1,7—1,8mm Durchmesser, mit einem dunkleren ziemlich gut begrenzten Hofe, so dass das Ganze 2,8mm maass. Die 4 Furchen lagen etwas excentrisch, so dass der Punct, in dem dieselben sich berührten, nicht der Mitte der Scheibe entsprach. Auch war Eine Furche länger als die anderen drei und ging bis zum Rande der weissen Scheibe, während die in ihrer Verlängerung gelegene am weitesten von diesem Rande abstand. Bei

geringerer Vergrösserung schienen die 4 Furchen in Einem Puncte sich zu berühren, als aber die Furchungsstelle, nachdem sie abgetragen und gefärbt worden war, bei stärkeren Vergrösserungen untersucht wurde, ergab sich, dass zwei diagonal gegenüberstehende Segmente an ihren Spitzen mit einer geraden Linie von 0,072mm Länge sich begrenzten, mit anderen Worten abgestutzte Spitzen hatten, während die anderen zwei spitz an die Enden dieser Grenzlinie anstiessen. Eines der Segmente, aber auch nur Eines derer mit abgestutztem Ende, enthielt in 0,45mm Entfernung von der Spitze ein rundes bläschenförmiges Gebilde (Kern?) von 34 μ Grösse.

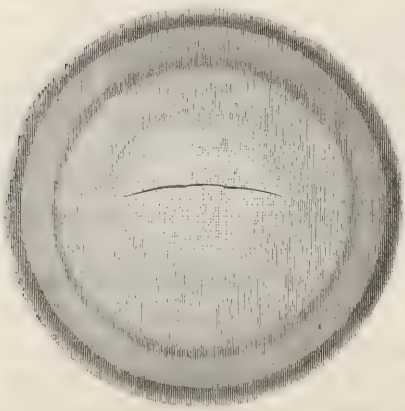


Fig. 16.

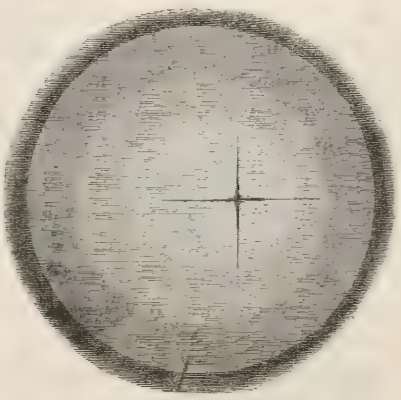


Fig. 17.

Das nächste Stadium, das mir zu Gesicht kam, ist in der Fig. 18 dargestellt. Die weisse Keimscheibe, die 2,9—3,0mm und mit dem dunklen Hofe 3,9—4,1mm maass, zeigte 11 Segmente und 10 von denselben umgebene, rings herum abgegrenzte Furchungsabschnitte oder sogenannte Furchungskugeln. Bei genauerer Betrachtung ergab sich auch hier, dass Segmente und Kugeln nicht regelmässig auf der Keimscheibe vertheilt, vielmehr die ersteren an Einer Seite kleiner waren und hier auch bis zum Rande reichten; im Zusammenhange damit war auch die Gesammtmasse der Kugeln excentrisch gelagert und zeigte auch die kleineren Kugeln mehr an der Seite der kürzeren Seg-

Fig. 16. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem untersten Ende des Eileiters mit der ersten Furche. Vergr. 14mal.

Fig. 17. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 4 Segmenten. Vergr. 17mal.

mente. Die Kugeln dieses Keimes maassen 0,15mm die kleinsten, 0,57mm die grössten.

Dieser Keim wurde zur Untersuchung der Furchungsstelle auf senkrechten Durchschnitten verwerthet und stellt die Fig. 19 einen solchen Schnitt aus der Mitte dar, der fast ganz mit der Oellacher'schen Fig. 5 stimmt. Auf den gelben Dotter *g d*, der beiläufig bemerkt viel formlose Zwischensubstanz (s. oben) enthielt, folgte eine Lage weissen Dotters mit gröberen Körnern *w d*, welche ohne scharfe Grenze in eine feiner körnige Schicht *b d* überging, welche den nicht gefurchten Theil des Bildungsdotters darstellt. Der gefurchte Theil dieses Dotters stellte eine Schicht von 0,14mm Mächtigkeit in der Mitte dar und

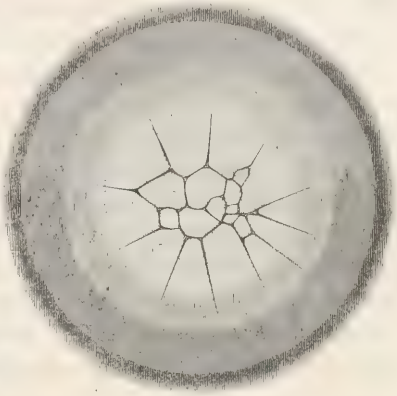


Fig. 18.

Fig. 19.

bestand aus noch feineren und gleichmässigeren Körnchen als der andere Theil. An diesem Abschnitte waren die Segmente *s s'* nirgends von den unterliegenden Theilen geschieden, wohl aber zeigten sie sich durch senkrechte Spalten von den angrenzenden Kugeln (*k*) gut getrennt.

Fig. 18. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 11 Segmenten und 10 Kugeln. Etwas über 16mal vergr. Die Höfe gehören dem Nahrungsdotter an.

Fig. 19. Die Keimscheibe der Fig. 18 senkrecht durchschnitten. Vergr. 30mal. *g d* Gelber Dotter, *w d* weisser Dotter, *b d* ungefurchter Bildungsdotter, *s'* grosses Segment, *s* kleines Segment, *k* Kugeln.

Anders bei den Kugeln, denn diese waren nicht nur in der Richtung der Dicke der Keimschicht von einander geschieden, sondern auch in der Tiefe von dem noch nicht gefurchten Theile des Bildungsdotters mehr weniger abgegrenzt. An manchen Stellen drangen die senkrechten Spalten nur eine kleine Strecke weit horizontal zwischen die Kugeln und den nicht gefurchten Bildungsdotter ein, während an anderen Orten solche Zerklüftungen ganz durchgingen und die Kugeln auch in der Tiefe vollständig isolirt erschienen. Dem war aber doch nirgends so, vielmehr hingen überall die Kugeln in einer grösseren oder geringeren Ausdehnung mit dem Bildungsdotterreste zusammen. Von kernartigen Gebilden kamen in mehreren Furchungskugeln Andeutungen vor, doch nirgends so deutlich, dass ich genauere Aufschlüsse über dieselben geben könnte. Die Dicke der Furchungskugeln und die grösste Dicke der Segmente bestimmte ich zu 0,085—0,142 mm, dagegen liefen die letzteren und somit auch die Keimschicht am Rande ganz dünn aus.

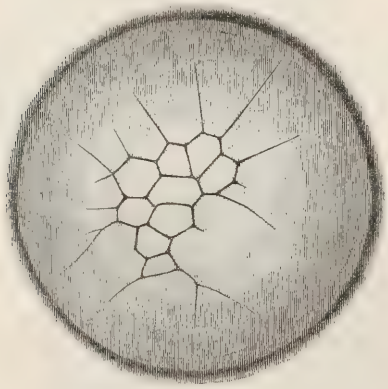


Fig. 20.

Ein nahezu in demselben Stadium befindliches Ei stellt die Fig. 20 dar. Zwar war hier die Zahl der Kugeln geringer und dieselben mehr von gleichmässiger Grösse, die Segmente dagegen zahlreicher, wenn auch nicht ringsherum gleichmässig ausgebildet. Auch dieses Ei zeigte die gefurchte Stelle excentrisch auf dem Bildungsdotter. Von Kernen war weder in den Kugeln noch in den Segmenten etwas zu sehen, auch dann nicht, als der ganze Bildungsdotter in Carmin gefärbt und in Canadabalsam eingelegt worden war.

Eine fernere Keimscheibe von 2,9 mm, mit dem dunklen Hofe 3,74 mm messend, zeigte ausserdem noch zwei Höfe, einen dunkleren und einen helleren, so dass eine Gesammtkreisfläche von 6 mm auf dem gelben Dotter sich abzeichnete. Auffallend war hier auch die Beschaffenheit dieser Höfe. Der innerste Hof zeigte auf weisslichem Grunde dunkle runde Felder und sah wie areolirt aus, während die an-

Fig. 20. Keimscheibe eines Hühnereies mit 9 Kugeln und 16 Segmenten, etwa 16mal vergr.

deren Höfe schwache Andeutungen einer feineren radiären Streifung zeigten. Die weisse Keimstelle besass 15 Segmente und 29 Kugeln und lag auch hier das mit Kugeln besetzte Feld excentrisch und waren die Segmente und Kugeln Einer Seite kleiner als auf der anderen Seite. Von Kernen war in den Furchungsabschnitten von der Fläche nichts zu sehen.

In allen bisher erwähnten Fällen zeigten die Eier noch keine Andeutung der Schale, in den folgenden Stadien war dagegen dieselbe in verschiedenen Graden der Bildung begriffen und stammten die Eier aus dem sogenannten Uterus.

In Fig. 21 ist in etwas grösserem Massstabe als bei den früheren Eiern eine Keimscheibe von 3,3mm Grösse mit 25 Segmenten und einer unbestimmten Zahl von Kugeln dargestellt, die besonders dadurch von Interesse war, dass in einer gewissen Anzahl von Kugeln und Segmenten kernartige Flecken, ja in Einem Segmente sogar zwei solche Körper sichtbar waren. Sehr ausgesprochen ist an diesem Furchungsbilde wiederum die excentrische Lage des Feldes mit Kugeln und die verschiedene Grösse der Segmente. Bei diesem Objecte schien es mir von grösster Wichtigkeit, der Frage nach den Kernen der Furchungskugeln näher zu treten, und so zerlegte ich dasselbe der Fläche nach in drei Schnitte, die mit Carmin gefärbt und in Balsam eingebettet sehr zierliche Bilder gaben. In erster Linie zeigten diese Schnitte, dass in der Zone der Kugeln die Furchungsabschnitte in mehreren (2—3—4 Lagen übereinander geschichtet waren, während in der Gegend der Segmente nichts derartiges wahrzunehmen war. Zweitens waren die kernartigen Körper nicht nur in den grösseren, sondern auch in vielen der kleineren Kugeln zu erkennen, zeigten sich jedoch nirgends so deutlich und scharf wie in dem gleich zu beschreibenden älteren Eie. In den ersteren maassen dieselben 59—75 μ, in den kleinsten Kugeln 12—21 μ.

An dem letzten Eie mit Segmenten, das ich untersuchte, zählte ich 36 solche Abschnitte, wogegen die Zahl der Kugeln so gross war, dass ich sie nicht bestimmte. Das ganze Furchungsbild war auch hier wieder asymmetrisch. An der einen Seite waren die Segmente noch 0,57—0,71 mm lang und 0,57—0,76 mm breit, wogegen an der anderen Seite die Länge dieser Abschnitte nur 0,19—0,25 mm und ihre Breite 0,14—0,25 mm betrug. Die oberflächlichen Furchungskugeln maassen von 0,057—0,28mm und war die Mehrzahl der kleineren auch in diesem Falle auf der Seite der kleineren Segmente gelegen. Sehr auffallend war das Verhalten des Randes der Keimstelle. Die weisse Keimscheibe von 3,0 mm Grösse, die das Furchungsbild zeigte, war an ihrem

äussersten Rande mit einer grossen Anzahl von radiären Linien besetzt, deren Zahl viel grösser war, als die der Segmente und die auch etwas in die dunkle, 0,57 mm breite Randzone sich hinein erstreckten. Ja selbst in dem die Keimstelle umgebenden Nahrungsdotter waren noch Andeutungen solcher Strahlen zu sehen, die jedoch mit denjenigen der weissen Keimschicht nicht zusammenhingen.

Senkrechte Schnitte durch diese Keimscheibe (Fig. 22) ergaben wichtige Resultate. Vor allem zeigte sich, dass die Dicke der durchfurchten Stelle in der Mitte des Keimes gerade noch einmal so dick war, als in

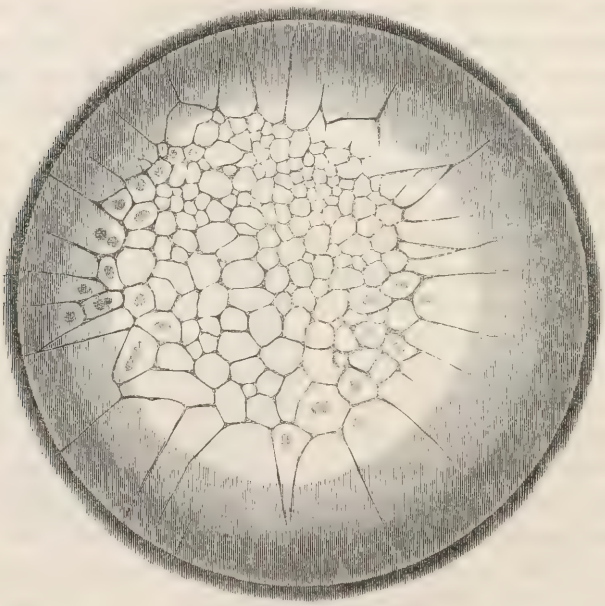


Fig. 21.

dem früher beschriebenen Falle (Fig. 19), nämlich 0,28—0,30 mm, während allerdings die Randtheile in der Gegend der Segmente noch die frühere geringere Mächtigkeit darboten. Somit greift die Durchfurchung, indem sie weiterschreitet, in der Mitte der Keimschicht immer mehr in die Tiefe, wie schon Oellacher dies vermuthet hat, und erreicht am Ende nahezu die Grenze der Lage, die in der Fig. 19 mit *bd* als ungefurchter Bildungsdotter bezeichnet ist. Frägt man, wie

Fig. 21. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Segmenten und Kugeln. In manchen Abschnitten kernartige Körper, in Einem Segmente zwei solche. Vergr. 22mal

dies geschieht, so ist es nicht leicht, eine bestimmte Antwort zu geben, da die der Furchung des Hühnereies zu Grunde liegenden Vorgänge noch zu wenig bekannt sind, doch möchte folgendes für einmal als das wahrscheinlichste sich ergeben. Wie wir oben bei Schilderung von senkrechten Schnitten durch ein jüngeres Furchungsei sahen, sind die zuerst auftretenden Furchungskugeln in der Tiefe von dem noch nicht durchfurchten Bildungsdotter niemals ganz geschieden, vielmehr hängen dieselben in ihrer Mitte mit einer bald breiteren bald schmäleren Stelle mit demselben zusammen. Somit verhalten sich diese Kugeln im Wesentlichen wie die Segmente am Rande der Furchungsstelle, und sind ebenfalls keine rings abgeschnürten Theile. Wie nun bei den Segmenten im Laufe der Furchung, von innen nach aussen (nach dem Rande) fortschreitend, immer mehr Theile herangezogen und zur Bildung von

Fig. 22.

Furchungskugeln verwerthet werden, so dass am Ende auch der letzte Rest der Segmente zu Kugeln sich umwandelt, so kann es auch bei den mittleren Kugeln geschehen, dass die Zerklüftung immer mehr auf tiefere Theile des Bildungsdotters übergeht und so nach und nach auch die anfänglich von der Furchung nicht berührten Schichten in Kugeln sich umwandeln. In der That fand ich nun auch in dem Eie, das ich jetzt bespreche, ebenso wie früher, eine erhebliche Anzahl der tiefsten Furchungskugeln in unmittelbarem Zusammenhange mit noch vorhandenen Resten von Bildungsdotter, welche Kugeln wie mannigfach gestaltete Auswüchse und Erhebungen dieser Lage erschienen, von denen schon Götte einige aus einem etwas älteren Eie geschildert hat (Nr. 108, Taf. X, Figg. 2—3). Götte nennt jedoch das, was ich als Rest des Bildungsdotters auffasse, weissen Dotter, wie mir scheint ohne genügenden

Fig. 22. Senkrechter Schnitt durch die Furchungsstelle eines Hühnereies aus dem Uterus. Vergr. 30mal. *s* grosses Segment, *s'* kleines Segment; *k* grosse einschichtige Randkugeln, *k'* kleinere Kugeln aus der Mitte geschichtet; *wd* weisser Dotter.

Grund, da die betreffende Substanz immer noch feinkörnig ist und keine ächten Elemente des weissen Dotters enthält. Von den betreffenden Formen sind in der Fig. 22 einige besonders auffallende dargestellt und lehrt dieselbe, dass diese Kugeln wie Auswüchse an der Oberfläche des Restes des Bildungsdotters sich erheben.

Ueber die sonstige Beschaffenheit und Lagerung der Furchungsabschnitte dieses Eies ist folgendes zu erwähnen. Der Rand der Furchungsstelle bestand überall aus Segmenten, unter denen keine weiteren Furchungsabschnitte sich befanden. Diese Segmente zeigen an ihrer Oberfläche und an ihren Spitzen dieselben gleichmässig feinen Körnchen, die die anderen Furchungsabschnitte characterisiren, in der Tiefe dagegen und am Rande besitzen sie gröbere Körner bis zu 5 und 6 μ Durchmesser und sind von der ähnlich beschaffenen unterliegenden Substanz nicht scharf geschieden. Doch erschienen bei schwächeren Vergrösserungen die Segmente auch nach unten zu ziemlich bestimmt begrenzt, so dass ihre Dicke auf 81—108 μ sich bestimmen liess. Weiter gegen die Mitte zu kamen zunächst einige wenige (1—2) grosse Furchungskugeln in einfacher Lage von 100—152 μ Dicke und hierauf folgte die Hauptmasse des Keimes, die geschichtet war und 2—4 und mehr Kugelschichten übereinander enthielt, ohne jedoch in der Schichtung eine grössere Regelmässigkeit zu zeigen. Von diesen Kugeln maassen die oberflächlichsten 54—108 μ, einzelne selbst bis zu 280 μ, so dass, wie wir oben schon sahen, die Kugeln der einen Seite des Keimes kleiner waren. Die tieferen Kugeln betrugen z. Th. 54—81—110 μ. z. Th. maassen dieselben nur 27—54 μ und glichen die letzteren kleineren kugelrunden Elementen, die vor Allem in den tiefsten Theilen vorkamen, hie und da aber auch höher oben sich fanden, ganz den Furchungskugeln, die auch noch an bebrüteten Keimscheiben sich finden. Den Inhalt anlangend, so war die grosse Mehrzahl der eigentlichen Furchungskugeln ganz und gar mit gleichmässig feinen Körnchen erfüllt, von welchem Verhalten jedoch die an die Segmente angrenzenden eine Ausnahme machten, die in der Tiefe ebenfalls grössere Körner enthielten, wie die Segmente selbst.

Auch in diesem Durchschnitte fanden sich in vielen grösseren Furchungskugeln kernartige Gebilde, und zwar so oft, dass man nahezu berechtigt wäre, dieselben in allen anzunehmen, wenn nicht in dieser Beziehung eine gewisse Vorsicht geboten wäre. Dagegen konnte ich in den kleineren Kugeln niemals Kerne wahrnehmen, ebensowenig wie in den oben erwähnten Auswüchsen des Bildungsdotters unter den Furchungskugeln. Die beobachteten kernartigen Gebilde maassen 16 bis 27 μ und hatten theils den Anschein von kugelrunden Bläschen, theils

von homogenen rundlichen Körpern, an denen keine weiteren Einzelheiten zu sehen waren.

Die Gestalt der Furchungskugeln war theils rundlich eckig, theils rundlich und zeigten alle nach Behandlung mit Liquor Mülleri und Carmin und nach der Einbettung in Balsam so scharfe und bestimmte Begrenzungen, dass die Existenz einer besonderen Rindenschicht nicht bezweifelt werden konnte, von der jedoch nicht behauptet werden soll, dass sie im Leben schon vorhanden war.

Die unter dem gefurchten Keime befindliche Lage Dotters, die wir bei dem früher beschriebenen Eie als Bildungsdotter bezeichneten, maass hier in der Mitte etwa 0,22—0,28 mm in der Dicke, während sie an den Rändern viel weniger betrug und bestand in der Mitte und oberflächlich aus denselben feinen Körnchen, die auch in den Furchungskugeln so verbreitet sind, mehr in der Tiefe und gegen die Ränder zu dagegen aus immer grösser werdenden Körnern, zwischen denen endlich entschiedene Bläschen des weissen Dotters auftraten, so dass zwischen dem sich furchenden Dotter und dem weissen Dotter eine scharfe Grenze vollkommen fehlte. Wie wir oben sahen, ist dem auch in früheren Zeiten so, doch geht aus dem Umstande, dass mit der fortschreitenden Entwicklung, wenn man Eierstockseier jüngerer und älterer Furchungsstadien vergleicht, die Masse des feinkörnigen Bildungsdotters in entschiedener Zunahme begriffen ist, mit Sicherheit hervor, dass das, was man Bildungsdotter genannt hat, keine schon im unbefruchteten Eie fertig vorliegende Substanz ist, dieselbe vielmehr im Laufe der Entwicklung noch Veränderungen erleidet und möglicher Weise aus dem angrenzenden weissen Dotter sich ergänzt.

Ausser diesen Eiern mit Segmenten untersuchte ich nun noch eine Zahl Eier mit Schalen aus dem untersten Theile des Uterus, welche dem Gelegtwerden nahe waren. Dieselben näherten sich alle mehr weniger den gelegten befruchteten Eiern und bestanden ganz und gar aus rundlichen, ganz abgegrenzten Elementen, nur war die Mitte des Blastoderma dicker, als sie an jenen in der Regel gefunden wird, und bestand aus 4—5—6 Zellenlagen übereinander, welche Elemente auch im Allgemeinen grösser waren, als man sie dort sieht. Ein äusseres Keimblatt war bei einigen dieser Eier schon deutlich, wenn auch noch aus grösseren Elementen gebildet, bei anderen dagegen noch nicht zu erkennen. An solchen Keimhäuten waren auch die runden grobkörnigen Kugeln in der Tiefe häufiger als in den früheren Stadien, doch liessen auch jetzt diese Elemente nur selten Kerne erkennen, während solche nun in den feinen körnigen Elementen überall vorhanden waren und auch bereits Nucleoli zeigten.

Ist es mir nun auch nicht gelungen, eine so vollständige Reihe von Flächenbildern der Furchung des Hühnereies zu sehen, wie Coste, so glaube ich doch, das Gesehene weiter ausgenützt zu haben, als dieser Forscher, dessen Verdienste ich im Uebrigen nicht zu schmälern beabsichtige. Dagegen stimmen meine Erfahrungen mit denen von Oellacher und Götte im Wesentlichen überein. Folgende Sätze möchten dasjenige enthalten, was sich für einmal über diesen wichtigen Vorgang aufstellen lässt.

1. Die Furchung des Hühnereies läuft an einem Theile des Dotters ab, der von dem übrigen Dotter nicht scharf abgegrenzt ist und weder der Form noch dem Baue nach als ein einheitliches Gebilde sich darstellt.

Die Reichert'sche Lehre von einem Bildungsdotter und Nahrungsdotter kann beim Hühnereie nur in der Weise aufrecht erhalten werden, dass man sagt, es werde nur eine bestimmte Masse des Dotters zur Erzeugung der ersten embryonalen Anlage oder der ersten embryonalen Zellen direct verwendet. Dieser Bildungsdotter ist jedoch vor seiner Umbildung in Zellen in keinerlei Weise von dem unterliegenden weissen Dotter scharf geschieden und als einheitliches Ganzes erkennbar, noch auch im Baue von demselben so abweichend, dass bestimmte mikroskopische Merkmale desselben angegeben werden könnten. Zwar besteht der Bildungsdotter in seiner Hauptmasse aus sehr feinen gleichmässigen Körnchen, allein schon im Eierstockseie und noch besser während der Furchung zeigt sich, dass auch gröber körnige Theile zu ihm gehören, wie sie auch in dem entschieden an der Furchung unbetheiligten weissen Dotter vorkommen. Diesem zufolge lässt sich der Bildungsdotter und der weisse Dotter in ihren Grenzgebieten nicht unterscheiden und ist das einzige Criterium die Betheiligung oder Nichtbetheiligung an der Furchung. Somit kann ich auch Götte nicht beistimmen, wenn er den Ausdruck braucht, dass der weisse Dotter am Boden der Keimhöhle an der Furchung sich betheilige, obschon ich, wie oben dargelegt wurde, im Thatsächlichen mit ihm übereinstimme. Wenn Götte ferner die am tiefsten gelegenen Furchungsabschnitte, welche lange als solche sich erhalten und z. Th. spät sich bilden (s. S. 65, Fig. 14), unter dem Namen Dotterzellen von den andern Furchungsabschnitten, die er Embryonalzellen heisst, trennt und von den letzteren annimmt, dass sie allein die Keimhaut mit ihren Blättern bilden, die ersteren dagegen später zur Blutbildung verwerthet werden, so scheint mir zu einer solchen Unterscheidung kein Grund vorzuliegen. Ich finde, dass die grossen, lange sich erhaltenden Furchungskugeln (Dotterzellen, Götte), die auch noch an bebrüteten Keimhäuten sowohl an der

unteren Seite des Blastoderma, als am Boden der Keimhöhle, als auch im Entoderma selbst liegen, grösstentheils noch vor der Blutbildung sich theilen, in kleinere Elemente übergehen und dem inneren Keimblatte einverleibt werden und kann ihnen daher keine besondere Stellung einräumen, um so mehr, als eine Beziehung einzelner derselben zur Blutbildung nichts weniger als nachgewiesen ist. Ob dieselben auch nach der Bildung der Keimhöhle am Boden derselben noch weiter sich entwickeln und unter fortgesetzten Theilungen gewissermassen einen Theil dieses Bodens sich einverleiben, scheint mir auch nicht so ausgemacht wie Götte behauptet, aber selbst wenn dem so wäre, so würde ich darin nichts besonders Auffallendes finden, da ja in keiner Weise sich bestimmen lässt, wie weit der Bildungsdotter reicht und der Boden der Keimhöhle nicht eo ipso weisser Dotter ist.

2. Die Furchung geht immer asymmetrisch vor sich, so dass ohne Ausnahme die eine Hälfte der Keimscheibe in der Zerklüftung der andern voran ist und die Hauptmasse der Kugeln und ebenso die kleineren Segmente und kleineren Kugeln der einen Hälfte der Keimscheibe angehören und der Mittelpunct des Feldes mit Furchungskugeln excentrisch liegt.

Diese Asymmetrie, von der die Figuren von Coste kaum etwas ahnen lassen, die ich jedoch ausnahmslos in allen jüngeren Stadien gesehen, verdient wohl alle Beachtung und werden fernere Untersuchungen zu bestimmen haben, welchem Theile des späteren Blastoderma die rascher sich furchende Hälfte angehört. Da der Embryo auf dem Dotter in der Queraxe des Eies steht und in der Regel seine linke Seite dem stumpfen Eipole zuwendet, so wird sich vielleicht aus einer genauen Bestimmung der Lage des Furchungsbildes auf dem Dotter mit der Zeit etwas Näheres ermitteln lassen, doch darf schon jetzt vermuthet werden, dass der schneller sich furchende Theil zum späteren hinteren Theile des Blastoderma sich gestaltet, in dem die ersten Spuren des Embryo entstehen.

Vergleicht man meine Erfahrungen mit den interessanten Beobachtungen Oellacher's über die Segmentirung unbefruchteter Eier im Eileiter, so wird man finden, dass sie auffallend übereinstimmen. Es ergibt sich somit, dass die Excentricität der Furchungsstelle ein allgemeines Attribut des Hühnereies ist und dass die Bilder von Coste z. Th. schematisch sind.

3. Die Furchung schreitet so vor sich, dass in erster Linie die oberflächliche Lage des Bildungsdotters sich zerklüftet und eine einzige Lage von Kugeln und Segmenten liefert.

Hierauf werden auch die tieferen Theile desselben ergriffen und durchfurchen sich von der Mitte nach dem Rande fortschreitend, so jedoch, dass am Rande die Dicke des an der Furchung betheiligten Bildungsdotters in allen Stadien dieselbe zu sein scheint. So entsteht ein in der Mitte mehrschichtiger, am Rande einschichtiger Keim. Zuletzt wird auch noch der Rand mehrschichtig und nimmt dann der Keim insofern eine andere Gestalt an als früher, als die Mitte dünner und die Randtheile dicker werden, was sich kaum anders als durch eine Verschiebung der tieferen Theile erklären lässt, während die oberflächlichen Elemente lebhaft in der Fläche sich vermehren.

Vergleicht man ältere Furchungseier (Fig. 22, Oellacher l. c. Fig. 6, Götte l. c. Fig. 1) mit ältesten solchen Eiern oder mit eben gelegten Keimhäuten (Fig. 14; Götte Figg. 4. 5), so ist sehr auffallend, dass bei den ersteren die Mitte dick und der Rand dünn ist, bei letzteren gerade umgekehrt die Randtheile aus mehr Zellenlagen bestehen als die Mitte. Frägt man, wie dies geschieht, so drängt sich einem in erster Linie das Wachsthum der Keimhaut während des Durchtrittes des Eies durch die inneren Sexualorgane als belangreich auf und ferner die so schnell eintretende Ausbildung des Ectoderma. Ersteres anlangend, so ist das Blastoderma bei ebengelegten Eiern im Allgemeinen um 1 mm grösser als bei Eileitereiern aus den mittleren Furchungsstadien, und wenn man frägt, wie dieses Wachsthum zu Stande kommt, so ist wohl die so frühe Ausbildung des Ectoderma der beste Beweis, dass die äusserste Lage von Furchungszellen vor Allem es ist, auf deren Rechnung die Vergrösserung der Keimscheibe kommt. Ich nehme nun an, dass, während die äussere Lage in die Fläche wächst, die inneren tieferen Zellen oder Kugeln sich einfach in der Fläche verschieben und vor allem aus den Gegenden nach den Seiten verdrängt werden, wo das Ectoderma am dicksten ist, und diese sind die mittleren Theile des Blastoderma.

4. Von einer gesetzmässigen Aufeinanderfolge der Theilungen des Bildungsdotters ist beim Hühnchen nur in den ersten Stadien etwas wahrzunehmen. Später schreitet die Zerklüftung so unregelmässig fort, dass sich nur im Allgemeinen sagen lässt, dass, wie bei den Cephalopoden, die Segmente theils in der Richtung der Radien sich spalten, theils ihre Spitzen zu Kugeln abschnüren, während die Kugeln einfach sich theilen. — Aehnliche unregelmässige Zerklüftungen finden sich auch bei manchen Fischen (Stricker, Oellacher).

5. Die Rolle, welche die Kerne der Furchungskugeln

bei der Zerklüftung des Dotters der Vögel spielen, ist vorläufig nicht zu bestimmen.

Die bisherigen Erfahrungen ergeben in dieser Beziehung folgendes. In den späteren Stadien der Furchung an Eiern aus dem untersten Ende des Uterus lassen sich in fast allen Furchungsabschnitten ächte Kerne nachweisen. Dagegen sind solche Gebilde in früheren Stadien häufig nicht wahrzunehmen, und zwar um so weniger, je jünger das Stadium ist. So fand ich bei einem Eie mit zwei Segmenten keine Andeutung eines Kernes. Ein Ei mit 4 Segmenten enthielt nur in Einem Segmente einen solchen Körper. Bei dem Furchungsstadium mit 11 Segmenten und 10 Kugeln waren an senkrechten Schnitten hie und da Andeutungen von Kernen zu sehen, doch waren dieselben nirgends recht deutlich, und sind es eigentlich erst die älteren Stadien der Fig. 21 und die folgenden, bei denen mit Bestimmtheit in vielen Segmenten und Kugeln kernartige Körper gesehen wurden. Doch waren solche auch in diesen Fällen in manchen Dotterabschnitten nicht zu entdecken.

Dazu kommt, dass die kernartigen Körper der früheren Furchungsstadien nie etwas im Innern zeigten, das mit Nucleolis hätte verglichen werden können, und bin ich daher für einmal nicht im Stande zu entscheiden, welche Rolle dieselben bei der Furchung spielen. Nur davor möchte ich warnen, ohne weiteres, aus der Unmöglichkeit Kerne in gewissen Furchungsabschnitten nachzuweisen, auf ihren Mangel in solchen Fällen zu schliessen, indem die Keimschicht des Hühnereies solchen Beobachtungen ganz andere Hindernisse setzt als die meisten anderen Objecte.

Partielle Furchung anderer Geschöpfe.

Eine partielle Furchung, wie die hier von den Cephalopoden und Vögeln beschriebene, kommt ausserdem noch zu den Reptilien, den meisten Fischen und von Wirbellosen den höheren Arachniden und Krustenthieren. Am genauesten untersucht ist diese Furchung bei den Fischen vor Allem durch Vogt (Nr. 24), Lereboullet (Nr. 26, 26a), Kupffer (Nr. 31), Owsjannikow (Nr. 33, 33a), Gerbe (Nr. 35), Oellacher (Nr. 32), His (Nr. 39), und sprechen die hier gefundenen Thatsachen mit Bestimmtheit zu Gunsten der Hypothese, die oben bei Schilderung der totalen Furchung aufgestellt wurde. Sehr auffallend ist bei den Fischen das zuerst von Lereboullet (Nr. 26a, pag. 494, Taf. I, Fig. 32) gesehene Auftreten von zellenähnlichen Elementen im Nahrungsdotter in der Nähe des Keimes (Nebenkeimzellen, His), deren Ableitung aus dem Keime und seinen Elementen bisher nicht geglückt ist, ebensowenig als deren spätere Schicksale zur Genüge bekannt sind (His, Nr. 39, S. 34 u. flgd.).

Zwischenformen zwischen der totalen und partiellen Furchung.

Ausser der typischen, totalen und partiellen Furchung finden sich nun auch noch mannigfache Zwischenformen, nämlich Fälle, in denen das Ei anfänglich wie bei der totalen Furchung sich ganz und gar zerklüftet, dann aber früher oder später in dieser oder jener Weise in zweierlei Theile sich sondert, von denen nur der Eine zum Aufbaue des Embryo verwerthet wird, der andere einfach Nahrungsmaterial ist und nach und nach sich auflöst. Solche Entwicklungsverhältnisse zeigen die Batrachier, einige Fische (die Störe, Petromyzon), viele Mollusken und einfacheren Krustenthiere, und verweise ich mit Bezug auf Einzelheiten vor Allem auf v. Beneden (Nr. 70) und Götte (Nr. 23).

Erste Entwicklung der zusammengesetzten Eier.

Im Bisherigen war nur von der ersten Entwicklung der einfachen Eier die Rede. Die zusammengesetzten Eier, deren wir zum Schlusse noch kurz gedenken, zeigen z. Th., wie bei den Cestoden und Trematoden, eine totale Theilung der einfachen Eier innerhalb des secundären Dotters, die ganz an die totale Furchung sich anreiht, z. Th. wie die Insecten so eigenthümliche Verhältnisse, dass dieselben hier nicht ausführlicher besprochen werden können. Es sei daher nur soviel bemerkt, dass wahrscheinlich auch hier im Dotter neu entstandene Kerne mit einem Theile des Dotters sich umgeben und die ersten Bildungszellen erzeugen, ein Vorgang, der eine entfernte Vergleichung mit der partiellen Furchung zulässt. Für Einzelheiten vergleiche man besonders die Arbeiten von Weismann und Metschnikoff.

Anmerkung. Die genauen Verhältnisse der Keimhaut des gelegten unbebrüteten Eies, wie sie oben beschrieben wurden, sind bis jetzt nur von wenigen Beobachtern erkannt worden. Zu diesen kann in gewisser Beziehung Oellacher gezählt werden, der wenigstens mit Worten (Nr. 168 S. 14) solche Keimhäute richtig schildert, wenn auch keine seiner Abbildungen ein ganzes Blastoderma dieser Zeit oder auch nur die Randtheile eines solchen richtig wiedergibt und sogar die Fig. 12 etwas darstellt, was nie vorkommt, nämlich ein Entoderma, das nicht so weit reicht wie das Ectoderma. Ich kann nicht umhin, diese Figur, unbeschadet der Verdienste Oellacher's um die Kenntniss der ersten Entwicklung des Hühnereies, mit Bestimmtheit als eine unrichtige zu bezeichnen, weil der Autor dieselbe im Sinne der Lehren Peremeschko's über die Entstehung des mittleren Keimblattes verwerthet, was meiner Meinung nach durchaus nicht angeht. Bei Peremeschko finden sich zwei Abbildungen (Figg. 1. 2), welche die Randtheile eines unbebrüteten und eines 2 Stunden alten Blastoderma in den gröberen Verhältnissen richtig wiedergeben, jedoch die Elementartheile derselben zum Theil gar nicht, z. Th. nur ungenügend darstellen. Eine brauchbare Abbildung des unbebrüteten Blastoderma hat zuerst Götte gegeben (l. c. Fig. 5), doch ist auch in dieser die peripherische Verdickung des Entoderma oder der Keimwulst (Randwulst, Götte zu schmal gezeichnet und die Elemente der Blätter zu gross dargestellt. Ausserdem finde ich nur noch bei Balfour (l. c. Tab. I, Fig. 1) eine an-

nähernd genügende Darstellung, an der jedoch die äussersten Randtheile fehlen, vermisse dagegen solche bei His, Waldeyer, Klein, Hensen und Durante.

In Betreff der interessanten Erfahrungen Oellacher's über die Segmentirungen der Keimschicht nicht befruchteter Hühnereier im Eileiter und nach dem Legen mit oder ohne Bebrütung verweise ich auf dessen Abhandlung (Nr. 170) und bemerke nur, dass auch ich diese Segmentirung wenigstens für gelegte Eier bestätigen kann. An allen von mir gesehenen unbefruchteten segmentirten Eiern war 1) stets nur ein Theil des Bildungsdotters gefurcht, und enthielt derselbe 2) immer und ohne Ausnahme, besonders im nicht segmentirten Theile, zahlreiche *Vacuolen*, die z. Th. ganz oberflächlich, z. Th. in seinem Innern ihre Lage hatten; 3) endlich fand ich in diesen Fällen noch nie einen entschiedenen Kern in den Bildungsdotterabschnitten. Ob alle unbefruchteten Eier segmentirt sind, habe ich noch nicht untersucht und auch die Furchung derselben im Eileiter noch nicht verfolgt.

§ 9.

Erste Entwicklung des Hühnerembryo. Bildung der Keimblätter.

Wir wenden uns nun zur Schilderung der ersten Entwicklungsstadien des Hühnerembryo im gelegten Eie, den wir als Ausgangspunct der ganzen weiteren Schilderung nehmen.

Mit der Bebrütung des Eies treten rasch hintereinander grosse Veränderungen an der Keimhaut auf, die in den ersten Zeiten wesentlich auf folgenden Vorgängen beruhen.

Flächenwachsthum des Blastoderma.

Erstens wächst das gesammte Blastoderma rasch in der Fläche und dehnt sich so über einen immer grösseren Theil des Dotters aus. Von 3,5—4,0mm, die die Keimhaut im unbebrüteten gelegten Eie misst, vergrössert sich dieselbe, die jedoch in ihren Randtheilen nur aus dem äusseren und inneren Keimblatte besteht, bis zum Ende des ersten Brüttages auf 11—12mm und beträgt am Ende des zweiten Brüttages 24mm und darüber. Am Anfange des 4. Tages ist der Dotter von dem Blastoderma schon fast ganz umwachsen, bis auf eine kleine Stelle an dem dem Embryo gegenüberliegenden Pole von 15mm Breite und 21mm Länge und am Ende des 6. Tages ist auch diese kleine Fläche so zu sagen ganz von der Keimhaut bedeckt, so dass dieselbe nun einen den Dotter ganz umhüllenden Sack darstellt, welcher der später zu schildernden Keimblase der Säugethiereier gleichwerthig ist.

Bildung der Keimblätter.

Eine zweite wesentliche Veränderung erleidet das Blastoderma mit der Bebrütung dadurch, dass es sich verdickt und in eine gewisse Anzahl Lagen sondert. Die allererste Umgestaltung nach dieser Seite beruht in der Entwicklung eines zusammenhängenden unteren Keimblattes, wenn ein solches nicht schon vorher da war, und in der scharfen Sonderung desselben von dem äusseren Blatte. Dann bildet sich eine Verdickung in der Mitte des Blastoderma in Form eines langgezogenen Streifens, der die erste Spur des eigentlichen Embryo darstellt, und zugleich differenzirt sich das Blastoderma so, dass es nach und nach in drei Blätter zerfällt, welche Blätter die Ausgangspuncte aller weiteren Entwicklungen sind. Wir bezeichnen dieselben als 1) äusseres Keimblatt oder Ectoderma*), 2) mittleres Keimblatt, Mesoderma**) und 3) inneres Keimblatt, Entoderma***).

Erste Differenzirungen der drei Keimblätter.

Sind diese Umgestaltungen eingetreten, so beginnen drittens Differenzirungen in den einzelnen Blättern, verbunden mit weiteren morphologischen Veränderungen, in Folge deren dann die ersten Organe des Embryo auftreten, unter welchen 1) ein Axengebilde als Vorläufer der Wirbelsäule, die Rückensaite oder *Chorda dorsalis*, 2) ein rinnenförmig gestaltetes dickes Band, die Medullarplatte, die Anlage des centralen Nervensystems, und 3) paarige würfelförmige Körper zu beiden Seiten der Chorda, die Urwirbel, die Hauptrolle spielen.

Wir betrachten nun die angedeuteten Veränderungen im Einzelnen genauer.

Entwicklung des Entoderma.

Die Sonderung der Keimhaut in zwei Blätter oder die Entwicklung eines zusammenhängenden unteren Blattes fällt in die ersten Stunden der Bebrütung und ist um die 6. Stunde ohne Ausnahme vollendet. Wie wir oben sahen, ist schon im eben gelegten befruchteten Ei das untere Blatt in den Randtheilen der Keimhaut vollkommen gut ausgebildet und vom oberen Blatte gesondert und stellt sogar einen dicken Wulst dar, den Keimwulst, der an Mächtigkeit das äussere Blatt um ein Bedeutendes übertrifft; es bedarf daher nur der mittlere Theil der tieferen Lage der Keimhaut, der dem durchsichtigen Theile derselben oder der sogenannten *Area pellucida* entspricht, noch

---

* (Sinnes- oder sensorielles Blatt, Remak; Epiblast, Balfour).

** (Motorisch-germinatives Blatt, Remak; Mesoblast, Balfour).

*** (Darmdrüsenblatt, Remak; Hypoblast, Balfour).

einer weiteren Ausbildung, um die Keimhaut zu einer ganz und gar doppeltblätterigen zu machen.

Fragen wir nun, wie dies geschieht, so ist in erster Linie zu betonen, dass, wie oben schon angegeben wurde, dieser Theil des Blastoderma im gelegten Eie in sehr verschiedenen Graden der Ausbildung getroffen wird und alle Uebergänge zwischen einer reichlich durchbrochenen, mit Lücken versehenen Zellenlage und einer ganz zusammenhängenden Schicht darbietet. Es findet sich daher schon um diese Zeit unter Umständen ein vollständiges unteres Keimblatt und lässt sich die Art und Weise, wie dasselbe entsteht, aus der Untersuchung vieler noch unbebrüteter Keimhäute entnehmen. In dieser Beziehung ist nun von grösster Bedeutung, einmal, dass die Zellen der tieferen Theile der Keimhaut im eben gelegten Eie durch ihren grobkörnigen Inhalt und ihre bedeutendere Grösse ohne Ausnahme von denen des schon gebildeten äusseren Keimblattes abweichen und zweitens, dass keinerlei Anzeichen vorhanden sind, welche dafür sprechen, dass die Elemente des äusseren Blattes durch Wucherungen in die Tiefe Zellen erzeugen, welche dem unteren Blatte zuzurechnen wären. Was His »subgerminale Fortsätze« des Blastoderma genannt hat, ist meiner Meinung nach nicht so zu deuten, als ob das äussere Blatt Zellensprossen in die Tiefe bildete, vielmehr sind diese Gebilde dem äusseren Blatte einfach anliegende Zellenhäufchen, die keinerlei genetische Beziehungen zu demselben haben.

Diesem zufolge ist nur folgende Deutung der Thatsachen möglich. In Folge der Furchung entsteht, wie wir oben sahen, zuletzt eine in der Mitte dünnere, an den Rändern dickere, aus Furchungskugeln gebildete Scheibe. Von diesen Elementen sind die oberflächlichen in der Entwicklung weiter voran, kleiner und körnerärmer und differenziren sich schon vor dem Legen der Eier zu einem deutlichen äusseren Blatte. Die tieferen, grösseren, körnerreicheren Elemente dagegen bilden am Rande der Keimhaut schon vor dem Legen des Eies eine zusammenhängende dicke untere Lage, den Keimwulst, in der Mitte dagegen stellen sie anfänglich eine noch lockere, z. Th. mehrschichtige, z. Th. unterbrochene Lage dar, welche jedoch bald, meist jedoch erst im Anfange der Bebrütung, dadurch zu einem zusammenhängenden Blatte sich gestaltet, dass ihre Elemente sich verschieben, indem sie zugleich wuchern und durch fortgesetzte Theilungen sich vermehren. Um die Zunahme der Elemente der Keimhaut an Zahl richtig aufzufassen, wolle man ins Auge fassen, dass die von der Furchung betroffene Masse oder der Bildungsdotter natürlich nur zur Herstellung einer gewissen Zahl von Zellen ausreicht und daher die sich entwickelnde Keimhaut sehr

bald auf das Material des sich auflösenden Nahrungsdotters angewiesen ist, um ihre stetig an Zahl zunehmenden Zellen zu bilden. Diese Lösung des Nahrungsdotters beginnt mit der Bebrütung, zu welcher Zeit ja auch das Auftreten von Flüssigkeit unter der Keimhaut in der Keimhöhle und im oberflächlichen weissen Dotter *(Vacuolen)* einen deutlichen Fingerzeig der statthabenden Vorgänge abgibt, und mit derselben steht eben die in der Regel jetzt erst zu Stande kommende vollständige Ausbildung des unteren Keimblattes in Verbindung.

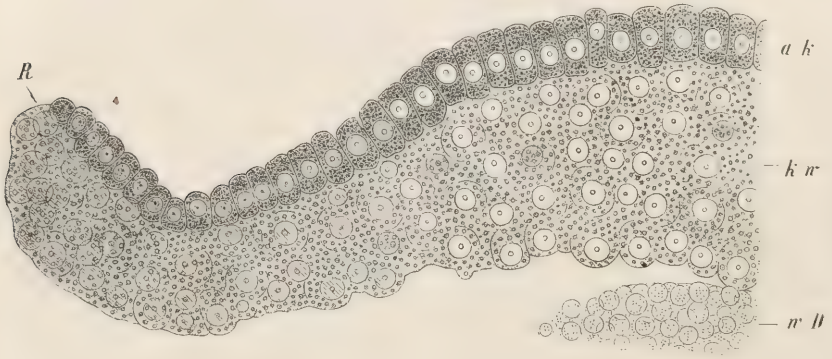


Fig. 23.

Keimhäute mit vollständig ausgebildetem unterem Blatte messen 4—5 mm Durchmesser und lassen, wenn man dieselben vom Dotter ablöst, von der Fläche zwei Zonen erkennen, die der helle und der dunkle Fruchthof heissen (*Area pellucida et opaca*). Der helle Fruchthof liegt in der Mitte, ist kreisförmig und misst ungefähr die Hälfte des Durchmessers der ganzen Keimhaut. Derselbe ist jetzt noch ganz gleichmässig dünn, hell und durchscheinend und wird erst später, wenn in ihm die ersten Spuren des Embryo auftreten, von der Mitte aus dicker und undurchsichtiger. Umgeben ist diese helle Mitte von einem dickeren, undurchsichtigeren, ringförmigen Saume von etwa 1 mm Breite, der *Area opaca*, welcher durch die Verdickung des Entoderma, die ich Keimwulst nannte, bedingt wird (Fig. 23, 24), während im Bereiche der *Area pellucida* in der Regel das Ectoderma dicker ist als das innere Keimblatt. Das

Fig. 23. Querschnitt durch den äusseren Theil des Keimwulstes (Keimwall, His) mit Inbegriff des Randes der Keimhaut eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies, 350mal vergr. *a k* Aeusseres Keimblatt (Ectoderma), *k w* Keimwulst, eine Verdickung des Entoderma, *R* Rand des Blastoderma, *w D* weisser Dotter unter dem Keimwulst.

äussere Keimblatt ist in der Mitte 34—38 μ, am Rande 19—32 μ dick, wogegen das innere Blatt am Keimwulste von 61—118 μ Dicke

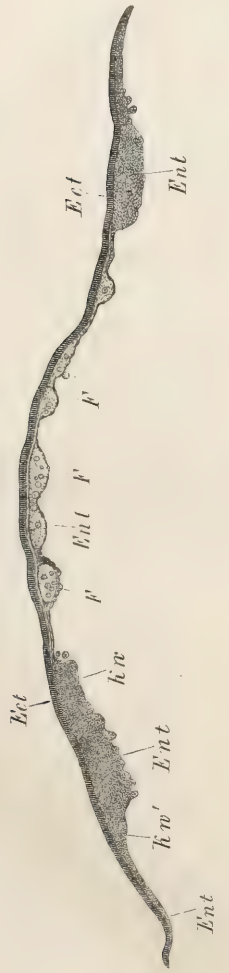


Fig. 24.

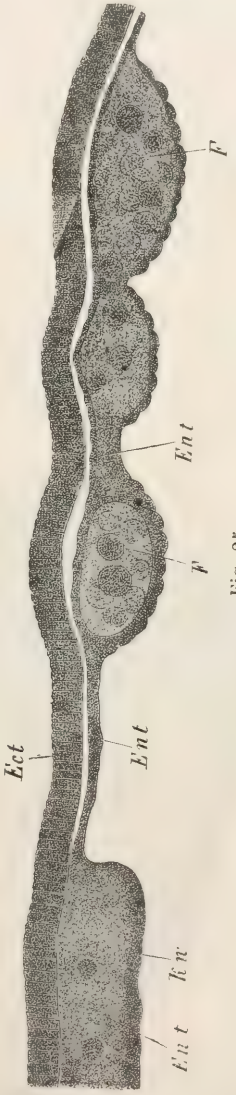


Fig. 25.

Fig. 24. Keimhaut eines befruchteten unbebrüteten Hühnereies von 4,5 mm Durchmesser aus dem heissen Sommer 1874 mit auffallender Entwicklung. 33mal vergr. *Ect Ectoderma*, *Ent Entoderma*; *F* Furchungskugeln in grossen Nestern im Entoderma, *kw kw'* Keimwulst, der verdickte Randtheil des Entoderma (Keimwall, His, Randwulst, Götte), *kw* dicker Theil des Keimwulstes; *kw'* dünner Randtheil.

Fig. 25. Ein Theil der Fig. 24 120mal vergrössert. Buchstaben wie dort.

misst, in der *Area pellucida* dagegen nur 15—30 μ beträgt. Ausnahmefälle abgerechnet, in denen dasselbe Nester von grossen Furchungskugeln enthält. Die Zellen des äusseren Blattes sind mehr länglich-rund und messen 18—22 μ in der Höhe, die des inneren sind mehr rund und gehen von 20 μ bis zu 80 μ. Doch sind die grösseren Elemente von 40 μ an aufwärts spärlich und oft eigenthümlich vertheilt. Dieselben sind unverändert erhaltene frühere Furchungskugeln, ausgezeichnet durch die gröberen Inhaltskörner und durch den Umstand, dass ihr Kern schwer zur Anschauung zu bringen ist. Gewöhnlich liegen dieselben vereinzelt im Keimwulste, besonders in den Theilen, die an die *Area pellucida* angrenzen, aber auch im mittleren Theile des unteren Blattes können dieselben sich finden und trifft man sie hier manchmal in grossen Nestern ganz eingebettet in diesem Blatte (Fig. 25).

Nachdem die zwei Blätter der Keimhaut sich ausgebildet haben, beginnen bald weitere Veränderungen, welche um die 12.—15. Brütstunde zum Auftreten der ersten Spur des Embryo und zur allmäligen Entstehung einer dreischichtigen Keimhaut führen. Behufs besseren Verständnisses beschreibe ich zunächst ein Blastoderma vom Ende des ersten Tages und versuche dann erst eine Ableitung der neu aufgetretenen Gestaltungen.

Fig. 26.

Betrachtet man eine Keimhaut von der 2. Hälfte des ersten Tages von der Fläche, um welche Zeit dieselbe 10—12 mm Durchmesser hat, so zerfällt dieselbe im Allgemeinen in zwei Zonen, die man immer noch nach ihrer Beschaffenheit bei durchfallendem Lichte hellen und

Fig. 26. *Area pellucida Ap* und Primitivstreifen *Pr* von einem 20 Stunden bebrüteten Eie. Vergr. 24mal. *Ao Area opaca* innerster Theil; *vAf* vordere Aussenfalte (His).

dunklen Fruchthof (*Area opaca* und *Area pellucida*) nennen kann. Im hellen Fruchthofe Fig. 26 *A p*, dessen Durchmesser etwa $^1/_6$—$^1/_7$ des Ganzen beträgt, findet sich in einer der Queraxe des Dotters parallelen Richtung eine längliche, nicht scharf begrenzte, undurchsichtigere und dickere Stelle, die Embryonalanlage, die dem hinteren Ende der *Area pellucida* näher und somit etwas excentrisch liegt, und mitten in dieser, aber wiederum dem hinteren Ende etwas näher unterscheidet man einen mittleren dichteren Streifen *Pr*, den Primitivstreifen v. Baer's, oder die Axenplatte von Remak Axenstrang, His, dessen Grenzen ebenfalls keine scharfen sind und welcher in seiner Mitte eine seichte Furche, die Primitivrinne trägt.

Embryonalanlage.

Primitivstreifen.

Primitivrinne.

Der dunkle Fruchthof erscheint der Breite nach in zwei Hauptzonen geschieden. Die innere ist etwas heller und schmal, von 0,5—0,8mm Durchmesser und bezeichnet denjenigen Theil der *Area opaca*, in welchem nun 3 Keimblätter enthalten sind. Da in dem mittleren dieser Blätter, dem Mesoderma, später die ersten Blutgefässe sich entwickeln, so kann dieser Theil der *Area opaca* jetzt schon der Gefässhof, *Area vasculosa* heissen (Fig. 27 *ao*), während der weiter nach aussen gelegene viel breitere Theil mit von Baer den Namen Dotterhof, *Area vitellina*, führen mag. (Fig. 27 *av*). An diesem sind jedoch ebenfalls noch eine dünne Randzone und ein dickerer undurchsichtiger innerer Abschnitt zu unterscheiden, die wir als Innenzone und Aussenzone des Dotterhofes bezeichnen wollen.

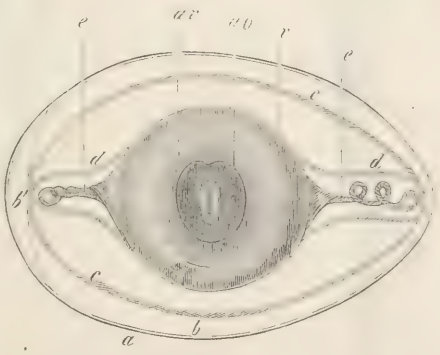


Fig. 27.

Area vasculosa.

Area vitellina.

Fig. 27. Ein Ei etwa 24 Stunden bebrütet, doch so, dass die Schale und die Schalenhaut nur im Durchschnitt erscheinen. Nach v. Baer. *ao Area opaca* oder Gefässhof, die *Area pellucida* mit der Embryonalanlage umgebend, *av Area vitellina* Dotterhof mit einem dunkleren inneren und einem helleren äusseren Theile, die Grenze des Blastoderma bildend; *v* Dotter; *e* Hagelschnüre, Chalazae; *a* Schale, *b* Schalenhäute; *b'* Luftraum zwischen beiden Schalenhäuten, *c* Grenze zwischen dem äusseren und mittleren Eiweiss; *d* Grenze zwischen dem mittleren und innersten Eiweiss.

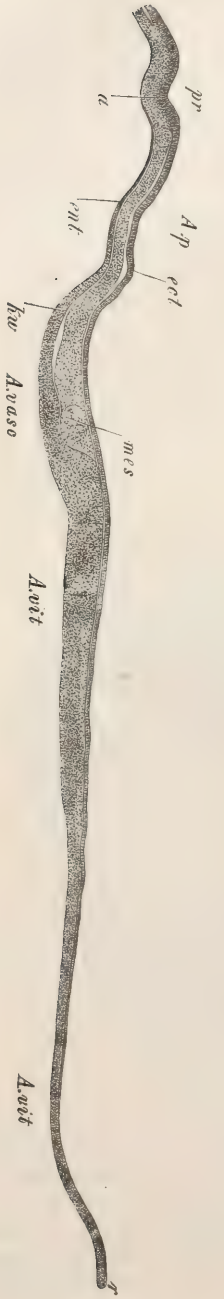


Fig. 28.

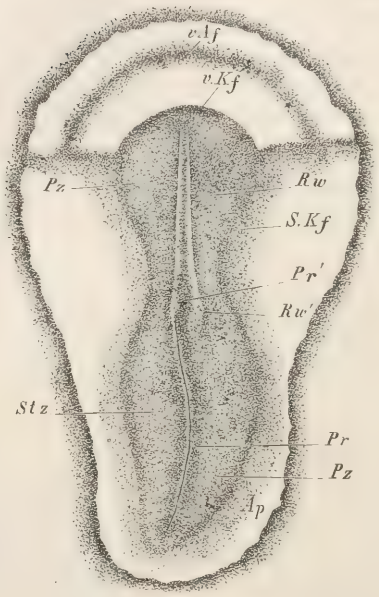


Fig. 29.

Fig. 28. Querschnitt durch den Primitivstreifen und die Keimhaut eines 22 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. 39mal. *A. p Area pellucida, A. v a s c Area vasculosa, A. v i t Area vitellina, a* Primitivstreifen mit *p r* der Primitivrinne; *e n t Entoderma*; *k w* Keimwulst des Entoderma; *m e s* verdickter Rand des Mesoderma mit der Anlage der *Vena terminalis*; *e c t Ectoderma.*

Fig. 29. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Eies etwa 20mal vergr. Länge des Embryo 3mm, der *Area pellucida* 3,8mm. *Pz* Parietalzone; *Stz* Stammzone; *Rw* Rückenwülste mit der Rückenfurche zwischen denselben; *Rw'* hinteres Ende des rechten Rückenwulstes rechts vom Primitivstreifen gelegen; *Pr* Primitivstreifen; *Pr'* vorderes Ende desselben etwas nach links gebogen; *Ap Area pellucida*; *s Kf* seitliche Keimfalte, die Grenze des Embryo bezeichnend; *v Kf* vordere Keimfalte, die Grenze des Kopfes bezeichnend; *v Af* vordere Aussenfalte (His).

Volle Aufschlüsse über die Beschaffenheit einer solchen Keimhaut geben jedoch erst Durchschnittsbilder, wie die Fig. 28 ein solches darstellt. In dieser bedeutet *ect* das Ectoderma, das in der ganzen Breite der Keimhaut sich erstreckt und in den mittleren Theilen verdickt ist. In derselben Ausdehnung liegt an der unteren Seite des Blastoderma das Entoderma oder innere Keimblatt, das in der Mitte ganz dünn ist, an den Seitentheilen dagegen eine sehr starke Verdickung, den Keimwulst *kw* zeigt, der jedoch gegen den Rand ebenfalls ganz dünn ausläuft. Zwischen diesen beiden Lagen befindet sich das viel weniger ausgedehnte mittlere Keimblatt oder Mesoderma, das in seiner Mitte mit dem Ectoderma verschmolzen ist und mit demselben zusammen den Primitivstreifen oder die Axenplatte *a* bildet, während die seitlichen Theile vollkommen frei zwischen den beiden anderen Keimblättern dahinziehen und am Rande eine Verdickung, den Randwulst des Mesoderma, darstellen.

Zur Zurückführung der Flächenbilder auf das Durchschnittsbild ist am letzteren an der oberen Seite der helle Fruchthof mit *A. p.* bezeichnet. An der unteren Seite bedeutet *A. vasc.* den Gefässhof, *A. vit.* den Dotterhof und steht diese Bezeichnung bei der Innen- und Aussenzone desselben.

Zeigen nun schon solche Keimhäute im Vergleiche zu den in den Figg. 14 u. 24 dargestellten einen wesentlichen Fortschritt, so wird derselbe in einem noch etwas vorgerückteren Stadium noch viel ersichtlicher. Die Fig. 29 zeigt eine Keimhaut ebenfalls vom Ende des ersten Brüttages, bei der die Embryonalanlage wie aus zwei Theilen besteht, einem vorderen kürzeren und einem hinteren längeren Abschnitte, die durch eine seichte quere Einsattelung von einander geschieden sind. Der hintere Abschnitt ist ebenso beschaffen wie früher und besitzt in seiner Mitte den Primitivstreifen (*Pr*) und die Primitivrinne, der vordere Theil dagegen lässt mehr oder weniger deutlich eine breite seichte longitudinale Furche und zwei sie begrenzende Längswülste (*Rw*) erkennen, und ausserdem tritt im Grunde der Furche noch eine Andeutung eines mittleren dunkleren Streifens auf. Diese Theile heissen die Rückenfurche oder Medullarrinne, die Rückenwülste oder Medullarwülste und der unpaare Streifen die Rückensaite, *Chorda dorsalis*, und stellen die ersten Organbildungen des Embryo dar.

Rückenfurche.

Rückenwülste.

Chorda dorsalis.

Querschnitte durch den hinteren Abschnitt eines solchen Blastoderma zeigen noch dasselbe wie früher; im Bereiche der Rückenfurche dagegen stellt sich nun zum ersten Male eine vollständige Sonderung des Mesoderma vom Ectoderma dar und fast gleichzeitig damit auch das Auf-

treten eines besonderen Organes im Mesoderma, der Rückensaite, während zugleich im äusseren Keimblatte der die Rückenfurche begrenzende Theil als eine dickere Platte erscheint, die den Namen Medullarplatte führt. Eine Keimhaut von dieser Beschaffenheit in toto ist in der Fig. 30 wiedergegeben, aus welcher ersichtlich ist, dass die Randtheile noch ebenso beschaffen sind wie früher, während in der Mitte die Rückenfurche *Rf*, die Chorda (*Ch*), die Rückenwülste *Rw* sichtbar sind und das Mesoderma und Ectoderma ganz getrennt erscheinen.

Medullarplatte.

Nachdem wir nun in dem Vorhergehenden erfahren haben, dass an die Stelle der ursprünglichen zweiblätterigen Keimhaut im Laufe der Entwicklung eine dreiblättrige tritt, wenden wir uns nun zur Besprechung der wichtigen Frage nach der Herkunft des mittleren Keimblattes. Alle neueren Autoren, deren Darstellungen unten in einer Anmerkung ausführlich auseinandergesetzt sind, lassen das mittlere Keimblatt in dieser oder jener Weise vom Rande des Blastoderma her sich bilden und nach und nach gegen die Mitte hereinwachsen, ich habe jedoch keine Thatsache gefunden, welche für eine solche Entstehung dieses Blattes spräche, und muss ich unbedingt dahin mich äussern, dass gerade umgekehrt das Mesoderma in den mittleren Theilen der Embryonalanlage entsteht, und von da aus nach den Randtheilen weiter wuchert; doch ist

Entstehung des Mesoderma.

Fig. 30.

Fig. 30. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Embryonalanlage aus einem Blastoderma von 22 Stunden von demselben Embryo, von dem auch die Fig. 28 stammt. Vergr. 40mal. *Ect Ectoderma*; *Mes Mesoderma*; *Ent Entoderma*; *Ch Chorda*; *Rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste; *RM* Rand des Mesoderma; *Kw* Keimwulst (Verdickung des Entoderma mit einigen grossen Furchungskugeln); *Kw'* dünne Aussenzone des Dotterhofes; *R* Rand des Blastoderma mit zwei Keimblättern.

der genaue Nachweis der Art der Entstehung desselben allerdings nicht leicht.

Verfolgt man die Entwicklung des Mesoderma an Querschnitten erhärteter Keimhäute zwischen der 6. und 12.—14. Stunde der Bebrütung, so ergibt sich, dass dasselbe in der Mitte der Keimhaut, in der Gegend der embryonalen Längsaxe, aus dem Ectoderma, d. h. durch eine Wucherung der Zellen desselben sich hervorbildet und hier, nachdem es etwas mächtiger sich entwickelt hat, nichts anderes als den unteren (tieferen) Theil des sogenannten Primitivstreifens Baer's oder der Axenplatte von Remak darstellt. Nach meinen Erfahrungen halte ich es für unzweifelhaft, dass im Primitivstreifen Ectoderma und Mesoderma nicht etwa nachträglich verwachsen sind, sondern von Hause

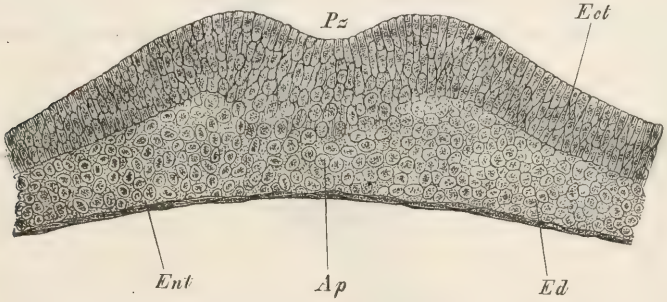


Fig. 31.

aus, von dem ersten Entstehen dieser axialen Verdickung an zusammenhängen und erst später sich lösen. Ebenso ist es auch ganz sicher, dass das Ectoderma an der Bildung des Primitivstreifens keinen Antheil hat und dass die Axenplatte nicht, wie His glaubt, eine Stelle bezeichnet, an der das Ectoderma und das Entoderma in Verbindung bleiben, nachdem dieselben im übrigen Blastoderma als selbständige Blätter aufgetreten sind. Untersucht man nämlich die Axenplatte bei starker Vergrösserung an feinen Schnitten (Fig. 31), so sieht man zu jeder Zeit, von ihrem ersten Auftreten an bis zu ihrer vollen Ausbildung, dass ihre tieferen im Bereiche des späteren Mesoderma gelegenen Elemente ohne alle Grenze in diejenigen übergehen, die in der Ebene des Ectoderma liegen, und verfolgt man dieselben in ihrem Werden, so überzeugt man

Fig. 31. Primitivstreifen eines Hühnereies, das 4 Tage bei 30° Celsius bebrütet worden war. Vergr. 150mal. *Ap* Axenplatte oder Primitivstreifen; *Pr* Primitivrinne, *Ect Ectoderma*; *Ent Entoderma, Ed Mesoderma.*

sich leicht, dass es Fälle genug gibt, in denen ihr allmäliges Entstehen und Hervorgehen aus dem Ectoderma in loco Schritt für Schritt nachzuweisen ist. Im Einzelnen sind die Verhältnisse folgende: In den ersten Brütstunden, und zwar in der Regel bis zur achten oder neunten Stunde sind Ectoderma und Entoderma ganz und gar getrennt und letzteres, wie wir schon sahen, in seiner Ausbildung zu einer zusammenhängenden Lage begriffen. Dann erscheint um die 10.—12. Stunde die unter dem Namen Primitivstreifen bekannte Verdickung des Blastoderma, anfänglich als eine dünnere Platte, die aber nach und nach die Dicke von 90—114 μ und mehr annimmt und bald auch in der Mitte eine leichte Einsenkung, die Primitivrinne, begrenzt von zwei mässig vortretenden Längswülsten (Primitivfalten), darbietet. Gute Querschnitte nun lehren unzweifelhaft, einmal dass das Entoderma an der Bildung des Primitivstreifens nicht betheiligt ist, vielmehr als eine gut abgegrenzte Lage mehr weniger abgeplatteter Zellen unter demselben

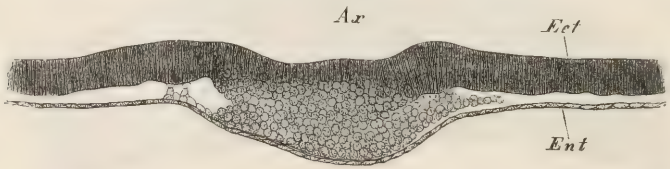


Fig. 32.

hinzieht und zweitens, dass der Primitivstreifen bei seinem ersten Auftreten nichts anderes als eine Verdickung des Ectoderma nach innen gegen das Entoderma zu darstellt. Diese Verdickung erscheint in ihrer ersten Form an Querschnitten wie eine dem Ectoderma breit angesetzte Platte (Fig. 32), bald jedoch tritt der Rand der Platte selbständig auf beiden Seiten vor und erscheint wie ein zwischen Ectoderma und Entoderma gelegener Anhang der Axenplatte, der nach und nach bis in die Mitte des Raumes zwischen der *Area opaca* und dem Primitivstreifen hineinragt, wie die Fig. 33 dies zeigt, in welchem Falle der Anhang der Axenplatte unbedingt schon auf den Namen Mesoderma Anspruch erheben darf. Dass derselbe in der That nichts anderes ist als das mittlere Keimblatt, lehren weitere Untersuchungen, welche zeigen, dass die seitlichen Anhänge der Axenplatte immer weiter über die Area pellucida sich erstrecken (Fig. 34), endlich in den Bereich der Area opaca kommen (Fig. 35) und auch hier, immer zwischen Ectoderma und Ento-

Fig. 32. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines 2 Tage bei 26° C. bebrüteten Hühnereies, 117mal vergr. *Ax* Axenplatte oder Primitivstreifen, dessen tieferer Theil die Anlage des Mesoderma ist; *Ect Ectoderma, Ent Entoderma.*

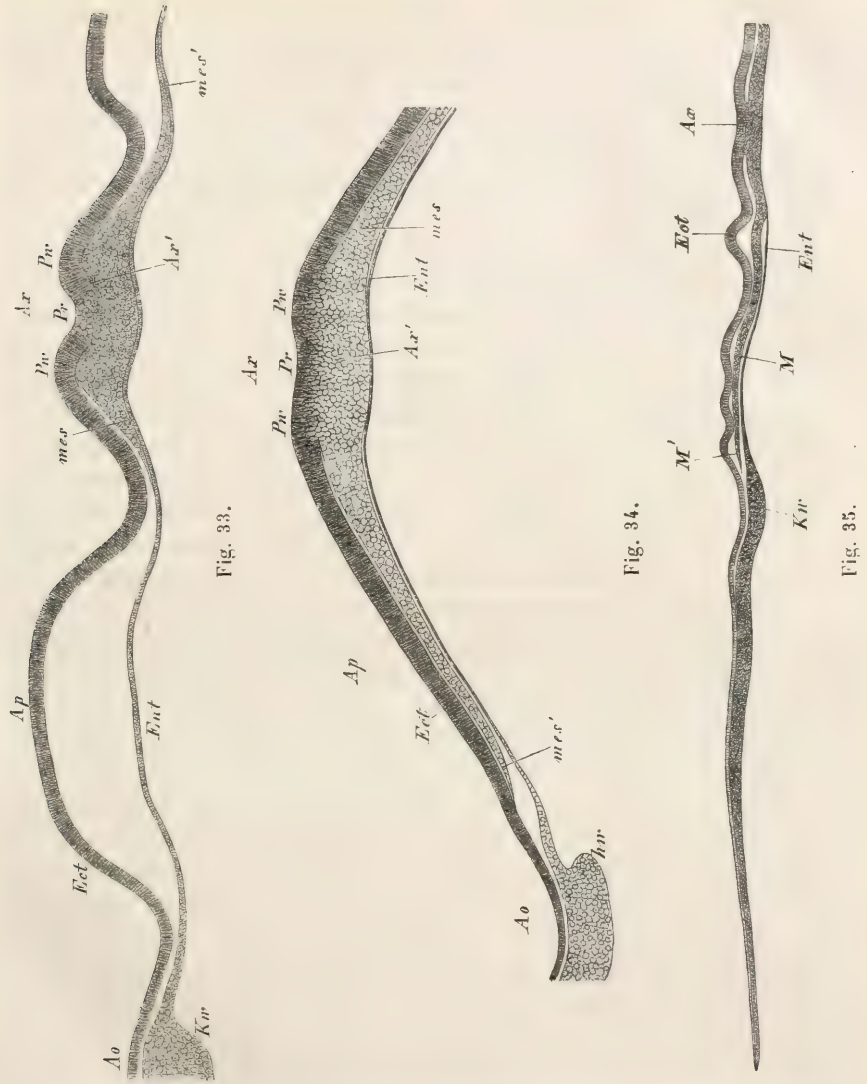


Fig. 33. Querschnitt durch einen Theil des Blastoderma eines 4 Tage bei 30° C. bebrüteten Hühnereies, 78mal vergr. *Ap Area pellucida*; *Ao Area opaca*; *Ect Ectoderma*; *Ent Entoderma*; *Ax* Axenplatte; *Ax'* tieferer Theil derselben, der mit dem in Bildung begriffenen Mesoderma *mes* zusammenhängt; *mes'* Rand des Mesoderma; *Kw* Keimwulst des Entoderma; *Pw* Primitivwülste; *Pr* Primitivrinne.

Fig. 34. Querschnitt durch den Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 14 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 66mal. Buchstaben wie in Fig. 33. *hw* Keimwall.

Pig. 35. Querschnitt durch den Primitivstreifen und die eine Hälfte des Blastoderma

derma gelegen, verschieden weit über den Rand der Area pellucida sich hinaus erstrecken (Fig. 28). Da nun auch, wie anticipando bemerkt werden kann, später der tiefere Theil der ursprünglichen Axenplatte von dem oberflächlichen sich löst und dann mit den eben geschilderten Randtheilen das gesammte Mesoderma darstellt (Fig. 30), so ist auf jeden Fall sicher, dass die Axenplatte mit der Bildung des Mesoderma in einer innigen Verbindung steht.

Um über die Art und Weise dieser Verbindung ins Klare zu kommen, ist einmal die Axenplatte selbst genauer zu untersuchen und zweitens zu prüfen, ob nicht die seitlichen und die Randtheile des Mesoderma von einer anderen Quelle abstammen und etwa Abspaltungen oder Wucherungen der Randtheile des Ectoderma oder Entoderma ihren Ursprung verdanken. Bei dieser Untersuchung ergibt sich, um dies gleich von vornherein zu erwähnen, das ganz bestimmte Resultat, dass das ganze Mesoderma von der Axenplatte abstammt und dass diese selbst ein Erzeugniss der mittleren Theile des Ectoderma ist, so dass somit das mittlere Keimblatt des Hühnchens ganz und gar ein Erzeugniss des äusseren Keimblattes ist.

Gehen wir auf Einzelheiten ein und fragen wir zuerst, ob die seitlichen Theile der ursprünglichen zwei Keimblätter an der Bildung des Mesoderma betheiligt seien, so ist mit einem entschiedenen Nein zu antworten. Was einmal das Ectoderma anlangt, so trifft man an guten Schnitten wohl erhärteter Keimhäute dasselbe seitlich vom Primitivstreifen ohne Ausnahme überall vom Mesoderma gut abgegrenzt und zwar auch in Fällen, in denen das mittlere Keimblatt dem äusseren Blatte dicht anliegt. So verhält sich die Sache auch zur Zeit der ersten Bildung des Mesoderma, und da somit niemals die geringsten Spuren von Zellenwucherungen an der tiefen Seite des Ectoderma vorhanden sind, so bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass das Mesoderma in keinerlei Beziehungen zu den seitlichen Theilen des äusseren Keimblattes steht. Ganz dasselbe gilt nun aber auch von den seitlichen Theilen des Entoderma. Zur Zeit, wo das Mesoderma in seinen ersten Spuren als Anhang der Axenplatte erscheint, besteht das Entoderma in dieser Gegend aus einer einfachen Schicht abgeplatteter, gegen das mittlere Keimblatt gut abgegrenzter Zellen, an denen von Wucherungen nicht das Geringste wahrzunehmen ist, und genau so verhält sich das Entoderma im übrigen Theile der Area pellucida mit Ausnahme

eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. circa 33mal. Buchstaben wie bei Fig. 33, ausserdem *M* Mesoderma, *M'* Rand des Mesoderma an der Grenze der *Area pellucida*.

der äussersten Randtheile, wo dasselbe allmählig sich verdickt, bevor es in die starke Anschwellung in der Area opaca, die ich oben als Keimwulst beschrieb, übergeht. Aber auch hier zeigt sich nichts von Wucherungen und Abspaltungen des inneren Blattes und mache ich noch besonders darauf aufmerksam, dass die Mesodermazellen niemals die gröberen Inhaltskörner führen, die um diese Zeit noch in den Entodermazellen vorhanden sind.

Die einzige Thatsache, aus der möglicherweise auf eine Betheiligung des Entoderma an der Bildung des Mesoderma geschlossen werden könnte, ist die, dass in seltenen Fällen vereinzelte grosse Furchungskugeln an der Aussenfläche des Entoderma und z. Th. auch im Bereiche des Mesoderma liegen. Solche Kugeln sah ich sehr selten in den tiefsten Theilen der Axenplatte, etwas häufiger in den Randtheilen des Mesoderma, vor Allem an der Grenze der Area pellucida und opaca. Immerhin sind diese Gebilde, die dem ursprünglichen unteren Keimblatte zuzurechnen sind, so spärlich, dass auch für den Fall, dass dieselben später dem Mesoderma einverleibt werden sollten, hieraus noch nicht der Schluss auf eine Bildung desselben aus dem Entoderma abgeleitet werden könnte. Es ist übrigens eine solche Einverleibung nichts weniger als sicher und viel wahrscheinlicher, dass diese grossen Zellen später, nachdem sie jede in einen Haufen kleinerer Elemente sich umgebildet haben, in das Entoderma aufgenommen werden und im Zusammenhange mit Verschiebungen der Elemente desselben, zuletzt mit diesen in Eine Ebene zu liegen kommen. Dass solche Vorgänge wirklich vorkommen, beweisen unzweifelhaft die am ersten Bebrütungstage so ausgesprochenen Unebenheiten der Oberfläche des Entoderma an der Grenze zwischen Area opaca und pellucida, die später vollkommen sich ausgleichen.

Wenn somit das Mesoderma weder von den seitlichen Theilen des Entoderma, noch auch von denen des Ectoderma aus sich bildet und ferner ganz unzweifelhaft von der Axenplatte aus in der Richtung nach dem Rande des Blastoderma sich entwickelt, so tritt die Frage nach der Entstehung und Weiterentwicklung der Axenplatte oder des Primitivstreifens in den Vordergrund. Wie oben schon bemerkt wurde, ist das Entoderma ohne Antheil an der Entstehung der Axenplatte und tritt dieselbe als eine Verdickung des Ectoderma in die Erscheinung. Die weitere Untersuchung lehrt, dass in der Gegend der Axenplatte die Zellen des Ectoderma verlängert und wie in Reihen angeordnet sind (Fig. 31), die z. Th. senkrecht gegen das Entoderma zu laufen, z. Th. wie pinselförmig nach den Seiten ausstrahlen, um schliesslich in länglich runde, rundliche oder abgeplattete Elemente überzugehen, welche

die tiefsten und die Randtheile des Primitivstreifens einnehmen. Kerne mit zwei Nucleolis und mit den Anzeichen von Theilung durch Scheidewandbildungen, sowie Zellen mit zwei Kernen sind hier nicht selten zu beobachten und darf aus diesen Erscheinungen, wenn auch sich theilende Zellen selbst nicht zur Wahrnehmung kamen, doch auf eine in der Axenplatte stattfindende lebhafte Zellenvermehrung geschlossen werden. Da nun beim Auftreten der seitlichen Anhänge der Axenplatte, die nach und nach als die seitlichen Theile des Mesoderma erscheinen, die Verhältnisse dieselben bleiben, so stehe ich nicht an, das Mesoderma bei seinem ersten Auftreten von einer Wucherung der Axenplatte abzuleiten. Später mag dann ein selbständiges Wachsthum der Mesodermazellen dazu kommen, doch halte ich es auch für möglich, dass das ganze ursprüngliche Mesoderma, so lange als die Axenplatte besteht, auf Rechnung einer Zellenvermehrung in dieser allein zu stehen kommt und dass das mittlere Keimblatt erst von dem Momente der Trennung der Axenplatte in zwei Lagen an selbständig weiter zu wuchern beginnt. Wie leicht ersichtlich, ist übrigens dieser Punct in Betreff der Frage der Abstammung des Mesoderma ohne Belang, indem dasselbe so oder so als ein Erzeugniss des Ectoderma erscheint.

Anmerkung. Die Lehre von der Bildung der Keimblätter ist einer der wichtigsten Theile der Entwicklungsgeschichte und sollen im Folgenden die Ansichten der neueren Forscher über die Keimblätter des Hühnereies einlässlicher besprochen und kritisch beleuchtet werden.

Im befruchteten gelegten Eie besteht, wie wir schon oben sahen, ohne Ausnahme ein zusammenhängendes oberes Keimblatt; dagegen hat Remak, dem Peremeschko und Klein beigetreten sind, wohl unzweifelhaft Unrecht, wenn er schon um diese Zeit ohne Ausnahme ein ganz ausgebildetes unteres Keimblatt annimmt, indem meinen Erfahrungen zufolge sehr wechselnde Verhältnisse sich finden. In den einen Fällen sind nur die dicken Randtheile des Entoderma oder der Keimwulst gut ausgebildet, während in der Mitte der Keimhaut an der Stelle des inneren Keimblattes eine von His zuerst genauer geschilderte unregelmässige, mit Lücken versehene Lage grösserer rundlicher Zellen vorhanden ist. Andere Male ist dagegen das innere Keimblatt schon vor der Bebrütung als zusammenhängende Lage vorhanden und scheint, wie dies auch His und Oellacher andeuten, die Temperatur, in welcher die Eier gelegt werden und wie ich beifüge, auch die Zeit, die vor ihrer Untersuchung verstreicht, auf diese Verhältnisse von dem grössten Einflusse zu sein. So fand schon His im Hochsommer an Eiern, die wahrscheinlich eine Zeit lang vor der Untersuchung gelegen hatten, Keimscheiben von $4^1/_2$ mm, ja in Einem Falle von $6^1/_2$ mm Durchmesser, im letzteren Falle mit einer Andeutung der Axenplatte, und ich beobachtete im heissen Juli des Jahres 1874 mehrere solche Fälle. Zwei Eier, die zwei Tage in einem Zimmer gelegen hatten, in dem am Tage die Temperatur 26—28° R. gewesen war, zeigten ein Blastoderma von $5^1/_2$ mm mit einem gut entwickelten Primitivstreifen. Hierauf unternahm ich

einige künstliche Bebrütungen bei niederen Temperaturen und fand an Eiern, die 2 Tage und 22 Stunden bei 26° C. bebrütet worden waren, auch ein Blastoderma von $5^1/_2$ mm mit einem Primitivstreifen und einem Mesoderma, das nur in der Nähe des Streifens vorhanden war. Ein Ei, das 4 Tage bei 30° C. bebrütet worden war, zeigte einen schönen Primitivstreifen und ein in Bildung begriffenes Mesoderma, das hinten bis in die Area opaca hinreichte, vorn dagegen schon in der Area pellucida auslief. Drei Eier ferner, die 3 Tage bei 30° C. in der Brütmaschine gelegen hatten, besassen ein Blastoderma von 8 mm mit einem schönen Primitivstreifen und Rückenfurche davor. Endlich brachte ich noch Eier, die 4 Tage bei 30° C. bebrütet worden waren, in eine Temperatur von 40° C., und fand bei dem einen nach 28 Stunden ein Blastoderma von 2,6 cm und einen gut gebildeten Embryo mit 8 Urwirbeln und bei einem zweiten nach 2 Tagen und 19 Stunden einen Embryo mit starker Kopfkrümmung und einer Area vasculosa von 2,25 cm. — Sicherlich verdienen solche Versuche weiter fortgeführt zu werden und möchten diejenigen mit niederen Temperaturen namentlich dadurch von Werth sein, dass sie in Folge der Verlangsamung der Entwicklung Vorgänge zu verfolgen gestatten, die sonst wegen ihres raschen Ablaufes nur schwer zugängig sind, wie z. B. die Bildung des Mesoderma. Natürlich hat man übrigens auch daran zu denken, dass in solchen Fällen auch Abweichungen von der normalen Entwicklung auftreten könnten, doch kann ich nicht sagen, dass ich im Baue und sonstigen Verhalten der Keimblätter eine wichtige Abweichung gefunden hätte, es sei denn, man wolle das bei dem Keime der Fig. 24 gefundene reichliche Vorkommen von Massen grosser Furchungskugeln hierher rechnen, doch war dies ein Ei, das einfach im Zimmer gelegen hatte.

Mehr Schwierigkeiten als das Ectoderma und Entoderma macht der Nachweis der Entstehung des Mesoderma. Während Remak dasselbe vom inneren Keimblatte ableitet, haben fast alle Neueren, mit Ausnahme von Hensen und Dursy, diese Auffassung verlassen und Darstellungen gegeben, die unter sich wiederum mannigfach abweichen. Der Zeit nach die erste und auch sonst die eigenthümlichste ist die Darlegung von His (Nr. 12), die ihrer Bedeutung halber eingehender auseinandergesetzt werden soll.

Davon ausgehend, dass vor der Bebrütung nur Ein einziges ganz ausgebildetes Keimblatt und zwar das obere vorhanden sei, bezeichnet His die übrigen der unteren Seite dieses Blattes anliegenden Bildungselemente als subgerminale Fortsätze des oberen Blattes, wodurch er, ohne es zu wollen, die Vorstellung erweckt hat, dass das obere Blatt diese Fortsätze erzeuge. Diese Fortsätze bestehen aus grösseren körnerreichen Zellen von meist 12—15 μ, aber auch 20—30—35 μ Durchmesser, die in der Fläche in einfachen oder mehrfachen Reihen zusammengeordnet sind und im Allgemeinen ein horizontal ausgebreitetes Netz bilden, von dessen Theilen jedoch vielfach an der der Keimhöhle zugewendeten Seite Fortsätze sich abheben und, brückenartig untereinander sich verbindend, Lücken umschliessen, die nach unten frei mit der Keimhöhle communiciren. Solche Fortsätze bestehen aus mehreren Zellenlagen und sind die tiefsten Elemente gewöhnlich die grössten.

Solche subgerminale Fortsätze finden sich sowohl in der Mitte als am Rande der Keimscheibe (in der Area pellucida und opaca) und dringen dieselben in der letztgenannten Gegend in den weissen unter der Keimscheibe

liegenden Dotter ein, den His »Keimwall« nennt. Vom medialen Rande des Keimwalles aus können dieselben auch gegen den Boden der Keimhöhle vordringen und diesen mehr weniger weit überziehen. Auch finden sich zuweilen Zellen, welche als Abkömmlinge subgerminaler Fortsätze zu betrachten sind, vereinzelt am Boden der Keimhöhle neben grösseren Kugeln des weissen Dotters, von welchen sie durch die Abwesenheit einer Membran und das Vorhandensein eines Kernes, nicht aber durch den Inhalt sich unterscheiden, indem die Körner in den Zellen der Fortsätze (Dotterkörner, His) von den kleinsten Körnern (den sogenannten Kernen von His) der weissen Dotterzellen nicht abweichen.

Mit der Bebrütung wächst nach His die ganze Keimscheibe durch Zunahme ihrer Zellen in den ersten 5—8 Stunden von 3,6 mm auf 4,5 bis 5,0 mm. Hierbei vergrössern sich auch die subgerminalen Fortsätze, treten der Fläche nach mehr und mehr in Verbindung und bilden in der Area pellucida eine zusammenhängende Schicht, das untere Keimblatt, welche an die untere Fläche des oberen Blattes sich anlegt und noch durchweg durch zwischenliegende Zellen mit demselben in Verbindung steht. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass die Bildung dieses Blattes nicht überall gleichzeitig geschieht, im hinteren Theile des durchsichtigen Fruchthofes zuerst eintritt und von da nach vorn fortschreitet.

Ist das untere Keimblatt in der Area pellucida angelegt, so erfolgt auch bald seine Ablösung vom oberen Blatte. Diese macht sich am vollständigsten in den vorderen äusseren Theilen der Area pellucida in einem halbmondförmigen Gebiete (Aussenzone, His), das vorn 0,5—0,7 mm in der Breite misst. Im mittleren und hinteren Abschnitte der Area pellucida (Keimzone, His) geschieht die Trennung der Blätter nur unvollständig und erhalten sich einzelne Brücken zwischen denselben, deren Menge von vorn nach hinten und von aussen nach innen zunimmt. Eine innige Verbindung durch dichtgedrängte Zellenmassen erhält sich längs der Mittellinie der Keimzone und so entsteht ein Streifen (Axenstreif, His), der die Keimzone in zwei Hälften theilt. Die »zwischen« beiden Blättern hier angesammelte Zellenmasse nennt His »Axenstrang« (S. 62). Derselbe reicht von etwas vor der Mitte der Area pellucida bis an ihr hinteres Ende, wo er sich bedeutend verbreitert.

Das untere Keimblatt ist an den abgelösten Stellen sehr dünn (von 10 bis 15 μ) mit rundlich angeschwollenen, an den Verbindungsstellen schmäleren Zellen, die eine gewisse Zahl von Dotterkörnern enthalten.

Das obere Keimblatt ist jetzt peripherisch 12 μ dick mit kugeligen Zellen in einfacher Lage. In der Mitte misst dasselbe 35—60 μ, hat annähernd 3 Schichten von mehr weniger verlängerten, senkrecht stehenden Zellen, von denen die kleinsten in der Breite 5—7 μ betragen.

Während die geschilderten Vorgänge statthaben, nehmen nach His in der Area opaca die subgerminalen Fortsätze ebenfalls zu, doch kommt es vorläufig hier noch nicht zur Bildung eines besonderen unteren Blattes. Dagegen beginnt nun nach His eine sehr bemerkenswerthe Umgestaltung der Elemente der weissen Dottersubstanz des Keimwalles, die sich auflösen und zerfallen, mit welchem Vorgange zugleich eine Aufnahme der so freigewordenen Inhaltskörner der Zellen des weissen Dotters (die His als Kerne deutet) durch die Zellen des unteren und oberen Keimblattes statthat, in denen dieselben als stark lichtbrechende Dotterkörner erscheinen, welche Aufnahme His den be-

kannten Fällen anreiht, in denen bewegliche Zellen feste Partikelchen von aussen aufnehmen.

In Betreff der Entwicklung des mittleren Keimblattes selbst hat His sehr unbestimmte Angaben, die es schwer machen zu errathen, wie er die Sache sich denkt. Auf S. 67 spricht er erst von Zellenbrücken, die die beiden Blätter verbinden und sich anspannen, während dieselben sich trennen. Im vorderen Abschnitte der Area pellucida sollen diese Brücken, von denen man nicht erfährt, ob sie dem oberen oder unteren Blatte oder beiden angehören, fast ganz dem unteren Blatte folgen, auf dessen oberer Fläche sie erst eine unregelmässige und später eine zusammenhängende dünne Lage bilden. Etwas weiter spricht dann His von Zellen, die im hinteren Abschnitte der Keimscheibe zwischen beiden Blättern liegen und bei der Trennung der Blätter z. Th. dem unteren, z. Th. dem oberen Blatte folgen. Von diesen Zellen ordnet sich dann ein Theil dem unteren, ein anderer Theil dem oberen Blatte bei, welche beiden Schichten dann zunehmen, indem die obere Verstärkungen aus dem oberen Keimblatte selbst empfängt. Von diesen beiden Lagen nennt His die obere (Remak's Hautplatte) die obere Nebenplatte oder animalische Muskelplatte, und die untere (Remak's Darmfaserplatte) die untere Nebenplatte oder organische Muskelplatte. Endlich hat His noch Angaben, welche für eine Entstehung des mittleren Blattes von zwei Seiten her, vom oberen und vom unteren Keimblatte aus, sprechen. So sagt er auf S. 67, dass im hinteren Theile der Keimscheibe anfangs jede scharfe Trennung zwischen den Grenzblättern (dem oberen und unteren Keimblatte und der anhaftenden Schicht (dem mittleren Keimblatte) fehle; die tieferen Schichten des oberen Keimblattes seien aufgelockert und ihre Zellen denen der anhaftenden Schicht beigemengt, die Scheidung eines selbständigen unteren Grenzblattes noch gar nicht erfolgt. Und S. 73 heisst es: »Am allerhintersten Keimzonenende gestaltet sich sogar die Trennung so, dass animales und vegetatives Blatt (die beiden ursprünglichen Keimblätter) auseinander weichen, ohne Beibehaltung einer axialen Verbindung, und dann erst an deren zugewendeten Seiten die zwei Muskelplatten bilden, die nirgends unter einander in Verbindung treten«.

Die zwei Muskelplatten, deren Entstehung somit nach His ziemlich unabhängig von einander erfolgt, treten später in einem Theile ihrer Ausdehnung in Eine Platte zusammen, die His die vereinigte Muskelplatte heisst (Seitenplatten Remak's), um dann später nochmals sich zu trennen.

Bis jetzt war nur von der Area pellucida die Rede. In der Area opaca bilden sich nach His ebenfalls subgerminale Fortsätze, die eine zusammenhängende Lage erzeugen und später zwischen den Elementen des weissen Dotters des Keimwalles durchwachsen, an dessen innere Grenzfläche gelangen und hier wieder eine zusammenhängende Schicht bilden. Dieser so metamorphosirte Theil des Keimwalles (innerer Keimwall, His), der nach innen mit dem unteren Keimblatte zusammenhängt, löst sich vom oberen Keimblatte ab und spaltet sich dann in eine obere dünnere Gewebsschicht, das Gefässblatt und eine untere dickere Lage, mit andern Worten es wird hier nach His das mittlere Keimblatt vom unteren Blatte erzeugt oder abgezweigt.

Uebrigens wird nach His die weisse Substanz des Keimwalles nicht überall von den subgerminalen Fortsätzen durchwachsen und bleibt am äusseren und besonders am hinteren Rande des Fruchthofes weisse Substanz eine

Strecke weit unter dem sich bildenden unteren Keimblatte übrig, welche weiterhin theils mechanisch abreisst, theils sich auflöst, wodurch die Area pellucida sich vergrössert.

Die weisse Substanz des Keimwalles, welche nach His von den subgerminalen Fortsätzen umwachsen worden ist, löst sich einem guten Theile nach auf, ein anderer soll dagegen sich erhalten und ihre Elemente zu den Anlagen von Blut und Gefässen sich gestalten.

Indem ich die Besprechung dieses letzten wichtigen Punctes für die Lehre von der Bildung der ersten Gefässe aufspare, erwähne ich nur noch, dass His über die Bildung des mittleren Keimblattes im Bereiche der Axe der Embryonalanlage ebenfalls nichts Bestimmtes mittheilt. Der oben erwähnte Axenstrang von His wird nach ihm später wesentlich zur Bildung der Chorda dorsalis verwendet, z. Th. zur Bildung der Urwirbelplatten (S. 81), man erfährt jedoch nirgends etwas genaueres über dessen Entwicklung und bleibt die oben angeführte Aeusserung von His, dass derselbe eine »zwischen beiden Blättern angesammelte Zellenmasse sei« jeder Deutung fähig.

Alles zusammengenommen ist His auf jeden Fall der Ansicht, dass die Elemente des mittleren Keimblattes in loco sich bilden, ob aber dieselben vom primitiven unteren oder vom oberen Keimblatte oder von beiden abstammen, erfährt man wenigstens für den Axenstrang und die Muskelplatten nicht mit Bestimmtheit und rechnet er nur das Gefässblatt unzweifelhaft dem unteren Blatte zu.

Immerhin neigt sich His, wie besonders aus den Zusätzen und Berichtigungen am Schlusse seines grossen Werkes hervorgeht, mit Vorliebe der Ansicht zu, dass der Theil des mittleren Keimblattes, der die animalen Muskeln liefert (s. unten), aus dem oberen Keimblatte sich entwickele, während die Lage, die die glatte Muskulatur bilde, aus dem unteren Keimblatte hervorgehe. An derselben Stelle wird auch vom Axenstrange der neue Ausspruch gethan, dass derselbe durch die Verbindung beider Blätter entstehe und unzweifelhaft reichlichere Bestandtheile des oberen als des unteren Keimblattes enthalte, ja vielleicht sogar jenem ausschliesslich angehöre. —

Mit diesen Darstellungen von His kann ich, wie aus dem Texte hervorgeht, nicht übereinstimmen und ist meiner Meinung nach His vor Allem durch die zu ausschliessliche Anwendung der Ueberosmiumsäure zu Anschauungen gelangt, die den wirklichen Verhältnissen nicht entsprechen. Dieses Reagens hat unbestreitbar grossen Werth, wenn es sich darum handelt, die morphologischen Verhältnisse der Embryonen zu untersuchen, taugt dagegen sehr wenig zur Ermittelung der histologischen Structur derselben. Diesem Reagens allein ist es wohl zuzuschreiben, dass His zu der Annahme kam, dass an unbefruchteten Keimhäuten das Entoderma vom unterliegenden weissen Dotter nicht getrennt sei und dass er übersah, dass dasselbe Entoderma am Rande stark verdickt ist und eine aus rundlichen Zellen gebildete Platte darstellt, die so weit reicht als das Ectoderma. Was His »Keimwall« nennt und als weissen Dotter betrachtet, ist nichts anderes als diese Verdickung oder mein Keimwulst (Randwulst, Götte) und wird somit die ganze Lehre von His von einer directen Betheiligung weisser Dotterelemente an dem Aufbaue des Blastoderma hinfällig. Die Anwendung der Ueberosmiumsäure hat His auch zur Aufstellung der »subgerminalen« Fortsätze des Blastoderma geführt, denn man sieht nur nach Anwendung dieses Reagens diese durch Verzerrung und Verklebung

der Zellen des Entoderma gebildeten Anhänge des Ectoderma, so wie sie His abbildet, an Chromsäure- und Alcoholpräparaten nie, in denen die Entodermazellen aus frühen Zeiten alle rundlich erscheinen und keinerlei nähere Beziehung zum Ectoderma zeigen. Auch die schwankenden Angaben über die Bildung des mittleren Keimblattes, die bei His sich finden, schreibe ich einem guten Theile nach auf Rechnung des genannten Erhärtungsmittels, das Verbindungen erzeugt, wo keine waren und vereintes auseinander zerrt. Im übrigen bemerke ich, dass His einer richtigen Auffassung der Axenplatte als Abkömmling des Ectoderma nahe war und in manchen Abbildungen die Verhältnisse derselben treuer dargestellt als beschrieben hat.

Dasselbe gilt von Waldeyer (Nr. 257), dessen Figg. 2 und 3 mit Bezug auf die Axenplatte fast ganz zutreffend sind, doch ist dieser Forscher weit davon entfernt, das Mesoderma allein auf das äussere Keimblatt zu beziehen. Er sagt zwar sehr zutreffend (S. 164), dass von der Mittellinie des äusseren Keimblattes (dem Boden der späteren Primitivrinne) aus nach allen Seiten neugebildete Zellen hinwandern, die sich sowohl in der Axe selbst anhäufen, als auch weit nach beiden Seiten hin in den Bereich der späteren Seitenplatten sich erstrecken, fügt dann aber bei, dass gleichzeitig auch von den subgerminalen Fortsätzen aus (die W. zum Entoderma rechnet) in der Axe eine bedeutende Wucherung von jungen Zellen statt habe, welche theils im Axenstrange liegen bleiben, theils ebenfalls nach beiden Seiten hin fortrücken, so dass somit die Axenplatte von beiden Keimblättern aus sich zusammensetze (s. auch Nr. 256, S. 111).

Während dem entsprechend Waldeyer die Chorda und die Urwirbelplatten, die aus der Axenplatte hervorgehen, auf beide primitive Keimblätter bezieht, lässt er die seitlichen Theile des Mesoderma oder die Seitenplatten Remak's wesentlich aus dem Entoderma sich abspalten, indem er übrigens doch zugibt (S. 168), dass in demselben auch Abkömmlinge des Ectoderma sich finden.

Mit Bezug auf den Keimwall ist Waldeyer nicht weiter gekommen als His und lässt er die Frage, ob weisser Dotter an der Bildung des Blastoderma sich betheilige, unentschieden. Doch behauptet er, wie er glaubt in Uebereinstimmung mit His, so viel, dass entschieden ein grosser Theil der später in der Embryonalanlage vorhandenen Zellen zwischen die Keimblätter hineinwandere und dass dies besonders vom Rande, vom Keimwalle her statt habe, welche Auffassung an die fast gleichzeitig von Peremeschko (Nr. 176) aufgestellte Behauptung erinnert, dass das mittlere Keimblatt von Zellen abstamme, die vom Rande des Blastoderma zwischen Ectoderma und Entoderma einwandern. Diese Annahme fusst in erster Linie auf einer Behauptung Stricker's (Nr. 235, 236), dass bei den Batrachiern die den Boden der Dotterhöhle zusammensetzenden Zellen durch selbständige Bewegungen nach und nach heraufrücken und unter die Decke dieser Höhle sich lagern und die Anlage des mittleren und oberen Keimblattes abgeben. Das so zum ersten Male für die Embryologie verwerthete Phänomen der Zellenwanderung versuchte Peremeschko auf das Hühnerei überzutragen. Derselbe untersuchte die hier am Boden der Keimhöhle befindlichen Kugeln, die Oellacher später mit Bestimmtheit als Furchungskugeln erklärte, auf ihre Beweglichkeit und fand, dass dieselben bei 32—34° C., wenn auch ungemein langsam, sich ausdehnen und zusammenziehen. Hierauf und auf die Unmöglichkeit gestützt, wie er glaubt,

das Mesoderma vom äusseren oder inneren Keimblatte abzuleiten, lässt P. die genannten Kugeln in der Gegend des Keimwalles (His) zwischen Ectoderma und Mesoderma einwandern, um weiter wuchernd und in kleine Elemente zerfallend das mittlere Keimblatt zu bilden, welche Annahme er nur noch durch die Thatsache zu stützen vermag, dass er solche Kugeln zwischen Ectoderma und Entoderma (Fig. 5) und in Einem Falle (Fig. 6) auch im Mesoderma vorfand. Aehnliche Vorkommnisse haben auch Oellacher (Nr. 168, Fig. 12) und Klein (Nr. 122, Figg. 2 und 4) gesehen, die sich Peremeschko's Hypothese von der Bildung des mittleren Keimblattes vollständig anschliessen, und ist weiter anzuführen, dass Klein auch die Bewegungen der fraglichen Kugeln beobachtet hat. Da jedoch keiner dieser Forscher die allmälige Entstehung des Mesoderma vom Rande der Area pellucida, von der Gegend des Keimwalles von His her, so wenig als die Einwanderung der grossen Furchungskugeln durch Thatsachen nachzuweisen im Stande war, so kann die Hypothese von Peremeschko wohl keine weiteren Ansprüche auf Geltung erheben, um so weniger, als andere nach einer ganz anderen Seite Ausschlag gebende Beobachtungen vorliegen und ferner nachgewiesen werden kann, dass keiner der genannten drei Autoren die Randtheile des Blastoderma genügend erkannt hat. Auf letzteren Punct komme ich gleich bei der Besprechung der Ansicht von Götte zurück und will ich daher hier nur bemerken, dass die Bildung des Primitivstreifens vom Ectoderma aus, so wie die Entwicklung des Mesoderma vom Primitivstreifen her Schritt für Schritt verfolgt werden kann, wie dies im Texte nachgewiesen wurde. Zur Stütze dieser meiner Behauptung diene, dass Peremeschko, der offenbar fleissig beobachtet und manche gute Abbildung gegeben hat, selbst zugestehen muss (S. 11), »dass der centrale Theil des mittleren Keimblattes sich früher entwickle als die übrigen Theile desselben«. Auch hat P. sehr zutreffende Abbildungen gegeben (Figg. 7, 8, 12), die das Mesoderma nur in der Area pellucida und am Rande sehr dünn zeigen, während es in der Axenplatte sehr dick war, Darstellungen, von denen nur zum Verwundern ist, dass sie ihn nicht auf eine andere Deutung brachten.

Ich wende mich nun zu den neuesten Autoren, Götte, Balfour, Foster und Durante. Götte (Nr. 107) bestreitet, dass das äussere Keimblatt früher oder später in irgend einer Weise an der Bildung des mittleren Keimblattes theilnehme und lässt dieses ganz und gar aus dem ursprünglichen unteren Keimblatte hervorgehen. Und zwar ist es nach ihm der Randwulst dieses Blattes, dessen Elemente gegen die Mitte des Blastoderma hin wandernd, hier eine Verdickung erzeugen, die bald in zwei Lagen, das innere und mittlere Keimblatt, sich sondert. In Folge dieser Vorgänge schwindet der Randwulst in den vorderen und den angrenzenden seitlichen Theilen des Blastoderma ganz und gar, während er hinten ganz verdünnt sich erhält. Von einer Verschmelzung des Ectoderma und Mesoderma in der Axenplatte hat Götte nichts gesehen und ebenso bekämpft er auch die Hypothese von Peremeschko und Consorten von einer Bildung des Mesoderma durch Einwanderung grosser Furchungskugeln vom Rande der Keimhöhle her.

Dass ich auch mit diesen Darlegungen Götte's nicht übereinstimmen kann, geht aus dem früher Bemerkten hervor. Das Versehen dieses talentvollen und eifrigen Forschers besteht darin, dass er ebensowenig wie alle früheren Autoren erkannte, dass der Randwulst des unbebrüteten Blastoderma oder der

verdickte Randtheil des Entoderma durch allmälige Umwandlung seiner Elemente und allseitiges Wachsthum in der Breite und Dicke in den Keimwall von His übergeht. So kam Götte dazu, den Randwulst schwinden und in die Bildung des Blastoderma aufgehen zu lassen. Es war übrigens Götte der richtigen Erkenntniss des Keimwalles als verdickten Randtheiles des Entoderma nahe genug, näher als irgend ein anderer Autor und bemerke ich noch, dass derselbe offenbar durch seine an Fischen und Batrachiern gemachten Wahrnehmungen voreingenommen war und zur Erzielung einer einheitlichen Auffassung der Entwicklung der Keimblätter in der ganzen Wirbelthierreihe, die Vorgänge am Hühnereie anders deutete, als er dies vielleicht sonst gethan hätte.

Nach F. M. Balfour und M. Foster (Nr. 59, 45) bildet sich das mittlere Keimblatt z. Th. aus Zellen des ursprünglichen unteren Keimblattes, z. Th. aus Furchungskugeln, welche in der Weise, wie Peremeschko dies zuerst aufstellte, um den Rand des unteren Keimblattes zwischen die beiden Blätter einwandern. Diese Zellen vermehren sich durch endogene Zellenbildung, welcher Vorgang in der Mitte der Area pellucida beginnt und hier die Axenplatte erzeugt, die jedoch nach diesen Autoren mit dem Ectoderma nicht zusammenhängt. Später erzeugen sich solche junge Zellen auch in den peripherischen Theilen zwischen beiden Blättern am Rande der Area pellucida und in den inneren Theilen der Area opaca, indem immer neue Furchungskugeln von der Keimhöhle aus an das mittlere Blatt herantreten und auch zur Verdickung desselben beitragen. — In Betreff dieser Aufstellung kann ich nur wiederholen, dass das Mesoderma einzig und allein vom Ectoderma aus sich bildet und dass auch Foster und Balfour übersehen haben, dass das Entoderma stets so weit reicht als das Ectoderma und dass der Randwulst des unbebrüteten Blastoderma direct in den Randwulst der späteren Periode (den Keimwall von His) sich umbildet. In dieser Beziehung findet sich bei den genannten Autoren die wenn auch nicht richtige, doch bemerkenswerthe Angabe, dass das Entoderma, das anfangs nur bis zum Rande der Area pellucida reiche, dadurch in der Fläche sich vergrössere, dass die an dasselbe anstossenden Elemente des weissen Dotters Schritt für Schritt zu kernhaltigen Zellen werden und an dasselbe sich anschliessen. Diese Zellen sind nach meinen Ermittlungen nichts anderes als die ursprünglichen Zellen des Randwulstes, die in einem ersten Stadium feiner körnig sind, dann mit der Bebrütung durch Resorption von Dotterbestandtheilen grobkörnig werden und zuletzt von der Area pellucida aus sich wieder aufhellen.

Ziemlich in der gleichen Weise wie die englischen Autoren spricht sich Durante aus (Nr. 92), nur ist er noch mehr als diese geneigt, eine Betheiligung der grossen Furchungskugeln an der Bildung des mittleren Keimblattes zu läugnen, obschon er ebenfalls von dem Bewegungsvermögen derselben sich überzeugt hat.

§ 10.

Von der ersten Erscheinung der Embryonalanlage bis zum Auftreten der ersten Urwirbel.

Nachdem im vorigen § das erste Auftreten der 3 Keimblätter geschildert worden ist, wobei nothwendig auch Manches auf die erste Anlage des Leibes sich Beziehende erwähnt werden musste, sind nun die primitiven morphologischen Gestaltungen des Blastoderma ausführlicher zu beschreiben.

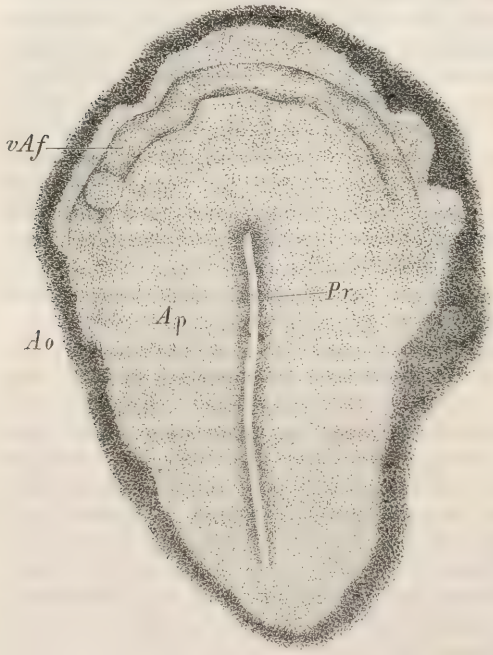


Fig. 36.

In den ersten Stunden der Bebrütung zeigt die Keimhaut ausser einem einfachen Flächenwachsthume nichts Besonderes und erscheint wie im unbebrüteten Zustande in zwei kreisförmig begrenzte Zonen geschieden, den hellen und dunklen Fruchthof. Zwischen der 8.—10. Stunde tritt in dem grösser werdenden hellen Fruchthofe eine Trübung der mittleren Theile auf, die, obschon kreisförmig begrenzt, doch excentrisch und zwar mehr nach der Seite gelegen ist, in welcher später die hinteren Theile des Embryo sich bilden, und ihren Grund in der um diese Zeit beginnenden Verdickung des Ectoderma hat. Zwischen der 10. und 14. Stunde erscheint dann der oben schon erwähnte Primitivstreifen oder die Axenplatte (Remak) in dem nun birnförmig gewordenen hellen Fruchthofe als ein wenig scharf begrenzter, etwa 1 mm langer und 0,2mm breiter Streifen (Fig. 36), der dem hinteren Ende des

Primitivstreifen.

Fig. 36. *Area pellucida Ap* und Primitivstreifen *Pr* von einem 20 Stunden bebrüteten Ei. Vergr. 24mal. *Ao Area opaca* innerster Theil; *vAf* vordere Aussenfalte (His).

genannten Hofes näher liegt als dem vorderen und bald nach seinem ersten Auftreten deutlich als ein schwach leistenförmig vortretender Theil des Blastoderma erscheint, der in seiner Mitte eine seichte Rinne, die Primitivrinne trägt, die von zwei leicht vortretenden Wülsten, den Primitivfalten begrenzt wird. In der Gegend des späteren Kopfendes des Embryo, welchem der breitere Theil der Area pellucida entspricht, gehen die Primitivfalten bogenförmig ineinander über, wogegen sie hinten ebenso wie die Rinne unmerklich und ohne scharfe Abgrenzung sich verlieren.

Primitivrinne.

Primitivfalten.

Diese zuerst auftretende Gestaltung in der Keimhaut ist, wie Querschnitte lehren und wie im vorigen § ausführlich auseinander gesetzt wurde, nichts anderes als eine axiale lineare Wucherung des Ectoderma, welche als die erste Einleitung zur Bildung des mittleren Keimblattes erscheint. Zugleich hat dieselbe aber auch eine wichtige morphologische Bedeutung, indem der Primitivstreifen die Uranlage darstellt, aus welcher nach und nach die wichtigen Axengebilde des Embryo, das centrale Nervensystem, die Chorda dorsalis und die Urwirbel sich hervorbilden.

Ist der Primitivstreifen einmal angelegt, so verdichtet sich bald der denselben umgebende Theil der Area pellucida, während zugleich der Streifen in die Länge, aber nur unbedeutend in die Breite wächst. Diese Verdickung erscheint als ein trüber, den Streifen umgebender breiter Hof, der im Allgemeinen den Umrissen des hellen Fruchthofes folgt, und somit am Kopfende des Primitivstreifens breiter ist als am entgegengesetzten Ende. Bemerkenswerth ist ferner, dass diese Randzone des Primitivstreifens, wie ich sie heisse, auch am vorderen Ende des Streifens entwickelter ist, als am hinteren Ende, und hier entwickelt sich dann um die 15.—20. Brütstunde in ihrer Mitte ein dichterer Streifen, der wie ein vorderer Anhang des Primitivstreifens erscheint und der Kopffortsatz desselben heissen soll (Fig. 37 *p r'*). Dieser Fortsatz sammt dem ihn umgebenden Theile der Randzone stellen die erste Anlage des Kopfes dar.

Kopffortsatz des Primitivstreifens.

An diesen Kopffortsatz knüpft nun zunächst die weitere Entwicklung an, wie sie die Fig. 38 darstellt. Indem derselbe länger wird, entwickelt er an seiner Oberfläche eine Furche, die im Allgemeinen in der Verlängerung der Primitivrinne liegt, jedoch häufig etwas asymmetrisch, und zwar auf der rechten Seite derselben steht und von zwei je länger um so deutlicher vortretenden Wülsten begrenzt wird. Diese Furche und die Wülste sind, wie die weiteren Vorgänge deutlich machen, die Rückenfurche und die Rückenwülste (*R w*) des Kopfes in ihrer ersten Anlage und bilden sich schon am Ende des ersten oder am

Rückenfurche. Rückenwülste.

Anfange des 2. Brüttages so aus, wie die Fig. 38 zeigt, so dass ihre Bedeutung klar ersichtlich wird. Schon vorher aber hat das vordere Ende des Kopffortsatzes über die Ebene der Area pellucida sich etwas erhoben (Fig. 38) und zugleich sich nach unten und hinten umgeschlagen

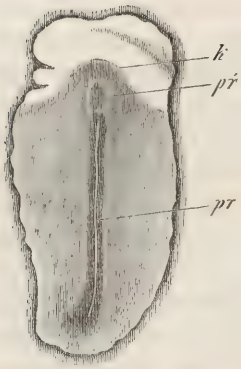


Fig. 37.

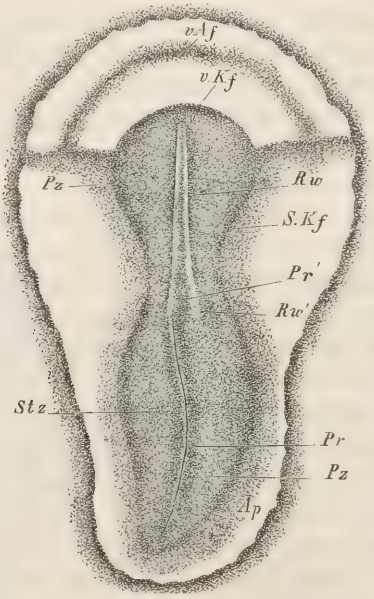


Fig. 38.

und begrenzt sich nun, vom Rücken her betrachtet, durch eine bogenförmige Linie, die vordere Keimfalte (*vKf*) von His gegen dieselbe, während von der Bauchseite her ein schmaler »Umschlagsrand« sichtbar wird. Unterhalb und vor dieser Kopferhebung ist eine

Vordere Keimfalte.

Fig. 37. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Hühnerembryo vom Ende des ersten Tages. Vergr. 17mal. *pr* Primitivstreifen, *pr'* Kopffortsatz desselben, *k* seitliche Theile der Kopfanlage oder Parietalzone des Kopfes.

Fig. 38. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Eies, etwa 20mal vergr. Länge des Embryo 3 mm, der *Area pellucida* 3,8 mm. *Pz* Parietalzone; *Stz* Stammzone; *Rw* Rückenwülste mit der Rückenfurche zwischen denselben; *Rw'* hinteres Ende des rechten Rückenwulstes, rechts vom Primitivstreifen gelegen; *Pr* Primitivstreifen; *Pr'* vorderes Ende desselben, etwas nach links gebogen; *Ap Area pellucida*; *sKf* seitliche Keimfalte, die Grenze des Embryo bezeichnend; *vKf* vordere Keimfalte, die Grenze des Kopfes bezeichnend; *vAf* vordere Aussenfalte (His).

in früheren Stadien sehr seichte, später etwas tiefer werdende Grube, vor welcher eine zweite, der vorderen Keimfalte parallel laufende schwache Falte, die vordere Aussenfalte von His (*vAf*), ihre Lage hat.

Sehen wir nun, bevor wir weiter gehen, zu, auf welchen inneren Vorgängen die neu beschriebenen Flächenbilder beruhen, so ergibt sich durch das Studium von Quer- und Längsschnitten leicht, dass der den Primitivstreifen umgebende dichtere Hof oder was ich die Randzone desselben nannte, nichts anderes als das Flächenbild des sich entwickelnden Mesoderma ist. Das mittlere Keimblatt nämlich entwickelt sich, wie wir oben sahen, vom Primitivstreifen aus und zwar sowohl nach beiden Seiten als auch nach vorn und nach hinten über denselben hinaus. Weiter wuchernd erreicht nun das Mesoderma freilich bald den Rand der Area pellucida und tritt auch in den Bereich der Area opaca hinein (Fig. 28). Somit ist die genannte Randzone des Primitivstreifens nur in den allerersten Zeiten ihres Auftretens dem ganzen Mesoderma gleich und entspricht später nur den axialen Theilen desselben, mit Ausschliessung des Primitivstreifens selbst, welche sehr bald merklich sich verdicken. Doch ist anfangs von einer scharfen Abgrenzung der Randzone des Primitivstreifens keine Rede und tritt dieselbe erst später zu der Zeit auf, wo die Rückenfurche am Kopfe deutlicher wird.

Wir fanden vorhin, dass der Rand des Mesoderma sehr bald bis in die Area opaca hinein wuchert, woselbst er zwischen dem hier dünnen Ectoderma und dem sehr dicken Keimwulste des Entoderma seine Lage hat. Da dieser Rand anfänglich sehr dünn ist und nur aus einer oder zwei Zellenlagen besteht, so ist er zunächst im Flächenbilde nicht oder nur schwer zu erkennen. Erst am zweiten Tage, zur Zeit, wo die ersten Vorbereitungen zur Entwicklung der Gefässe sich machen, wird besagter Rand dicker und ist derselbe dann auch von der Fläche immer deutlicher in der Gegend wahrzunehmen, wo später die *Vena terminalis* auftritt. Von dieser Zeit an heisst der innere Theil der Area opaca, so weit als das Mesoderma reicht, der Gefässhof, *Area vasculosa*, und der äussere der Dotterhof, *Area vitellina*.

Nachdem der Kopftheil der Embryonalanlage eine Länge von 1,3 bis 1,5 mm und die ganze Anlage eine solche von 3,0—3,3 mm erlangt hat, tritt etwas vor der Mitte des Ganzen die erste Spur des Halses und der späteren Gliederung des Rumpfes in Gestalt der sogenannten Urwirbel auf. Gehen wir behufs eines besseren Verständnisses von einer Embryonalanlage aus, die diese Gliederung schon deutlich zeigt, wie sie die Fig. 39 darstellt, so finden wir hier in einer immer noch birnförmigen Area pellucida die Embryonalanlage in Gestalt eines 3,52 mm langen, bis zu 1 mm und etwas darüber breiten Streifens, dessen Kopf-

ende *K* schon stark sich erhoben hat und auch wie eine selbständige abgerundete Spitze von 0,3 mm Länge und 0,4 mm Breite vortritt, während die Seiten nur durch eine seichte Furche, die seitliche Grenzrinne von His, von der Ebene des hellen Fruchthofes geschieden sind und hinten eine schärfere Abgrenzung vollkommen fehlt. Die grössere vordere Hälfte der Embryonalanlage zerfällt der Breite nach in zwei Zonen, die ich mit His Stammzone (*Stz*) und Parietalzone (*Pz*) heissen will. Die erste zeigt am Kopfe vorn in der Mitte die tiefe, 0,085—0,114 mm breite Rückenfurche (*Rf*), begrenzt von den stark erhobenen, etwas hinter dem freien Kopfende einander am meisten genäherten Rückenwülsten (*Rw*), deren Dicke aus den zwei sie begrenzenden Linien ersehen werden kann und die am Kopfe bogenförmig ineinander übergehen. Weiter nach hinten wird die Rückenfurche immer seichter und breiter, bis zum Doppelten und mehr ihres früheren Durchmessers, und die Wülste niedriger, bis endlich die letzteren etwas vor den Urwirbeln kaum mehr merkliche Erhöhungen bilden. Dann folgt eine Gegend, in welcher die Stammzone zu beiden Seiten 3 ziemlich gut abgegrenzte rechteckige Zellenmassen, die ersten Urwirbel (*Uw*) zeigt, von denen der vorderste an seinem vorderen Rande minder scharf abgegrenzt ist als hinten. Diese Gegend der ersten Urwirbel, deren etwas verschiedene Form und Grösse aus der Zeichnung hinreichend ersichtlich ist, ist die Anlage des vordersten Halstheiles und erscheint von der Fläche besehen als eine Einschnürung der Stammzone, indem diese vor und hinter den Urwirbeln bedeutend breiter ist, und ergibt sich ausserdem auch bei Betrachtung des Embryo mit dem

Stammzone. Parietalzone.

Urwirbel.

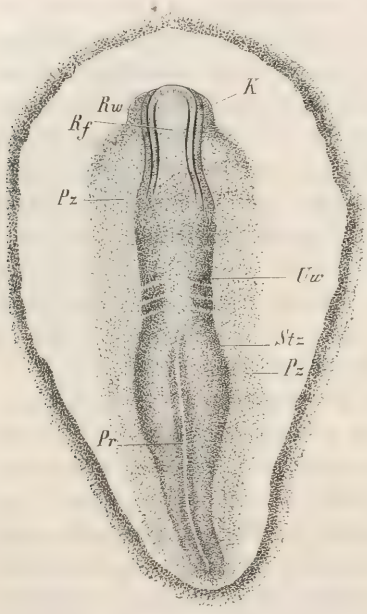


Fig. 39.

Fig. 39. *Area pellucida Ap* und Embryonalanlage mit 3—4 Urwirbeln eines Hühnerembryo am Anfange des 2. Tages (30 Stunden). 20mal vergr. *Rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste; *K* Kopfanlage, vortretender Theil; *Stz* Stammzone; *Pz* Parietalzone; *Uw* Urwirbel; *Pr* Primitivstreifen.

stereoskopischen Mikroskope und auf Längsschnitten, dass derselbe hier eine seichte quere Einbiegung, die Querrinne von His, darbietet.

Unweit hinter den Urwirbeln erscheint in der Mitte der Stammzone der Primitivstreifen (*Pr*) mit der Primitivrinne, welcher leicht geschlängelt bis zum hinteren Ende der Embryonalanlage verläuft und 1,79 mm in der grössten Längenerstreckung misst. Das vordere Ende des Primitivstreifens ist hier nicht mehr scharf begrenzt wie früher, sondern geht unmerklich in den Boden der noch hinter den Urwirbeln vorhandenen breiten und seichten Rückenfurche aus. Die den Primitivstreifen begrenzende Stammzone ist in der Gegend des vorderen Endes des Streifens am breitesten, verschmälert sich nach hinten rasch und ist an der hinteren Hälfte des Streifens nur noch als schmaler Saum vorhanden, der vor dem allerletzten Ende desselben undeutlich wird.

Die Parietalzone der Embryonalanlage (Fig. 39 *Pz*) ist der Rest der früheren Randzone des Primitivstreifens, der nicht in die Bildung der Stammzone aufging. Am vordersten Kopfende schmal, wird dieselbe bald breit und zieht dann in fast gleicher Breite und nur in der Gegend der Urwirbel etwas eingeschnürt nach hinten, um erst in der Region der hinteren Hälfte des Primitivstreifens sich allmälig zu verschmälern. Ganz hinten reicht diese Parietalzone eben so weit, wie das hier scharf begrenzte Ende des Primitivstreifens und stehen beide nur um eine geringe Grösse von dem Rande der Area pellucida ab, während vorn der Abstand mehr beträgt. Eine vordere Aussenfalte war an diesem Blastoderma nicht zu bemerken.

Betrachtet man einen solchen Embryo von der unteren oder Bauchseite, so lässt derselbe im Allgemeinen die nämlichen Zonen und Theile, nur z. Th. matter und unbestimmter erkennen, wie von der Rückseite. Als neu erscheint nur der nun ganz deutliche Umschlagsrand am Kopfende, der eine Länge von 0,2 mm besitzt. Dieser Rand deckt schon in diesem Stadium eine Grube oder kleine Höhle, welche nichts anderes ist als die erste Anlage des Vorderdarmes, und der noch weite Eingang in dieselbe ist der sogenannte vordere Darmeingang oder die vordere Darmpforte, nicht zu verwechseln mit der später an einem ganz anderen Orte entstehenden Mundöffnung. Vordere Darmpforte.

Fragen wir nun, wie der in der Fig. 39 dargestellte Zustand aus dem in der Fig. 37 gezeichneten sich entwickelt, so ergibt sich dies am leichtesten aus der Vergleichung mit den in den Figg. 40 und 41 wiedergegebenen Zwischenzuständen. Während der Primitivstreifen im Ganzen sich nicht wesentlich verkleinert, vergrössert sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung der gesammte Kopftheil der Embryonalanlage ganz erheblich und erreicht nach und nach, zusammen mit dem

an ihn sich anschliessenden vordersten Halstheile, der nun auch in die Erscheinung tritt, die Länge eines Dritttheiles des Ganzen und darüber. Im Zusammenhange damit bildet sich der vordere Theil der Embryonalanlage auch in seiner Mitte und an seinem vorderen Ende immer mehr aus. Hier wird der Umschlagsrand immer grösser (Fig. 42) und die vordere Keimfalte schärfer, während das vordere Ende, das Anfangs sehr breit ist, nach und nach als ein besonderer Anhang auftritt. Dort gestaltet sich die Rückenfurche immer breiter und erheben sich allmälig

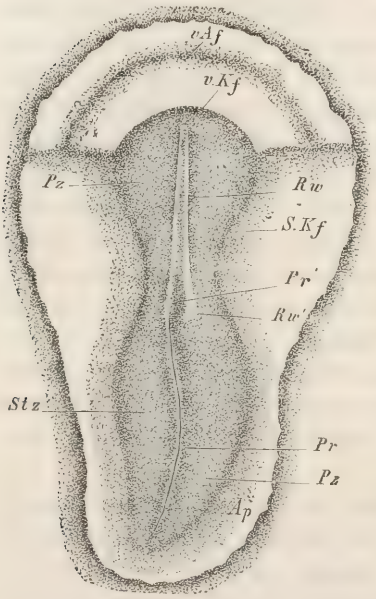


Fig. 40.

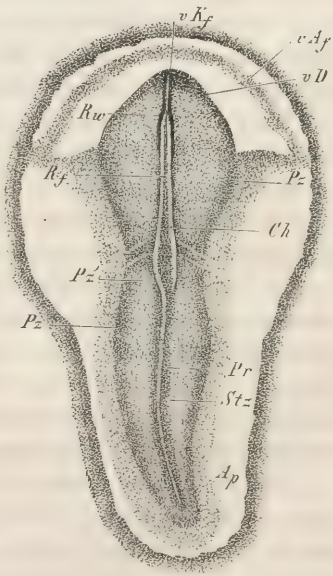


Fig. 41.

ihre Ränder in der Nähe des freien Kopfendes. Zugleich mit diesen Veränderungen wird am vorderen Theile eine Stammzone und eine Parietalzone deutlich und in ersterer zeigen sich dann die ersten Spuren der Urwirbel. Das erste, was man von diesen erkennt, ist eine Locke-

Fig. 40. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Eies etwa 20mal vergr. Länge des Embryo 3 mm, der *Area pellucida* 3,8 mm. Buchstaben wie bei Fig. 38. Zwischen den Rückenwülsten schimmert durch den Grund der Rückenfurche die Chorda durch.

Fig. 41. *Area pellucida* und Embryonalanlage mit zwei Urwirbeln vom Anfange des 2. Tages. Embryo 3,18 mm. *Area pellucida* 3,56 mm. Vergr. etwa 19mal. Buchstaben wie bei Fig. 38. *Rf* Mittlerer Theil der sonst noch sehr flachen Rückenfurche; *vD* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *Ch* Chorda.

rung des Zusammenhanges der Elemente in der Querrichtung in einer Gegend, die etwa 0,14 mm vor dem Primitivstreifen gelegen ist, welche Lockerung bald zu einer die seitlichen Theile der Stammzone scheinbar trennenden Spalte führt, die jedoch, wie Längsschnitte lehren, nur im mittleren Keimblatte ihre Lage hat. Zu dieser ersten Spalte der rechten und linken Seite gesellt sich bald eine zweite, weiter nach hinten gelegene, die ebenfalls um etwa 0,14—0,19 mm vom Primitivstreifen entfernt ist, was beweist, dass während der Bildung der Urwirbel eine Verschiebung des Primitivstreifens nach hinten statt hat, deren Gründe später erörtert werden sollen. Mit der Ausbildung der ersten und zweiten Spalte ist die Anlage Eines Urwirbels gegeben, der jedoch nicht der vorderste ist, indem bald vor der ersten Spalte noch eine solche entsteht. Der so auftretende, der Zeit nach zweite Urwirbel ist der vorderste von allen, indem von nun an alle neuen Spalten und Urwirbel hinter der zweitersten Spalte und dem zuerst auftretenden Urwirbel sich bilden. Noch sei bemerkt, dass die zuerst auftretenden Urwirbel anfangs sehr breit sind und am Rande ohne scharfe Grenze sich verlieren. Später ziehen sie sich medianwärts zusammen, verdicken sich und erscheinen dann schmäler und schärfer begrenzt.

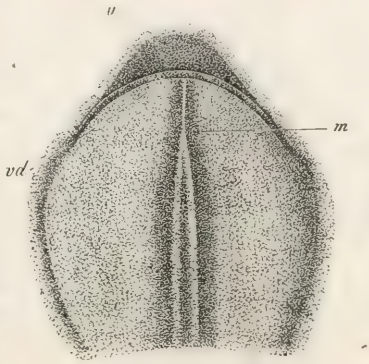


Fig. 42.

Wir gehen nun weiter in der Betrachtung der Embryonalanlagen von der Fläche und finden bei einer solchen aus der 36. Stunde, die jedoch nur 3 mm Länge besass (Fig. 43), folgende Verhältnisse: Die ganze Embryonalanlage ist schmäler und länger geworden und beruht das Längenwachsthum vor Allem auf einer Zunahme des Kopftheiles und der zwischen dem ersten Urwirbel und dem vorderen Ende des Primitivstreifens gelegenen Theile, während dieser nach und nach an Länge abnimmt.

Von den einzelnen Theilen tritt nun der Kopf länger und schärfer hervor und ist die Rückenfurche etwas hinter dem vordersten Ende

Fig. 42. Kopf des Embryo der Fig. 41 von der Bauchseite stärker vergrössert. *u* Umschlagsrand des vorderen Endes des Kopfes; *vd* vordere Darmpforte; *m* Medullarrohr in Bildung begriffen.

desselben durch Vereinigung der Rückenwülste bereits geschlossen, so jedoch, dass die Schlussnaht (*Mn*) noch deutlich erkannt wird. Am vordersten Ende des Kopfes besteht jedoch die Rückenfurche noch als eine mässig weite Rinne (*Rf'*) und eben so öffnet sich dieselbe von der Mitte des Kopfes an wieder und wird bald so breit wie die Stammzone, in welchem Zustande sie dann bis in die Gegend der Urwirbel und noch weiter sich erhält, indem sie zugleich immer mehr sich abflacht, was Alles mit einem stereoskopischen Mikroskope ganz deutlich zu erkennen ist. Hinten zwischen den Buchstaben *Stz* und *Pz*) geht die Rückenfurche sich verschmälernd in die Primitivrinne über und diese zieht wie früher bis zum hintersten Ende des Primitivstreifens.

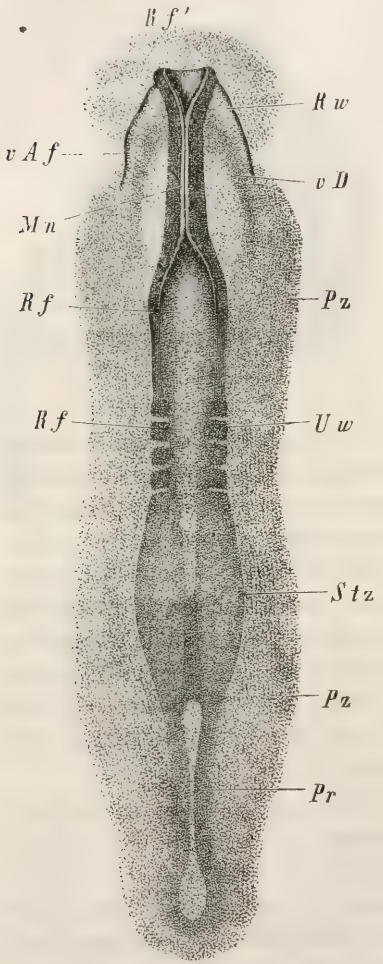


Fig. 43.

Die Urwirbel sind bei diesem Embryo schärfer gezeichnet und abgegrenzt als früher, vier an der Zahl, mit einem in Bildung begriffenen fünften Wirbel, doch ist der vorderste nach vorn zu noch nicht scharf abgegrenzt. Hinter den Urwirbeln zieht sich die Stammzone bis zum Anfange des Primitivstreifens sich verbreiternd fort, um von da an bald wieder abzunehmen und schliesslich ganz schmal auszulaufen.

Die Parietalzone ist schmäler und in den meisten Gegenden nicht schärfer begrenzt als früher, mit Ausnahme des Kopfes, wo dem anders ist. Von der Bauchseite aus sieht man den Umschlagsrand des

Fig. 43. Embryonalanlage von 3 mm Länge eines 36 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 39mal. Buchstaben wie in den Fig. 40. 41. Ausserdem *Mn* Naht des Medullarrohres am Kopfe; *vD* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *Rf'* Rückenfurche, vorne offen; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte vom Kopfe; *Uw* Urwirbel.

vorderen Kopfendes viel weiter nach hinten gerückt und so im Kopfe eine schon ansehnliche Höhlung als Anlage des Vorderdarmes gebildet, die noch immer einzig und allein von der vorderen Darmpforte her zugängig ist. Der Rand, der diese Oeffnung begrenzt, setzt sich nach wie vor in das Blastoderma der Area pellucida fort, doch zeigt sich jetzt das Neue, dass in der Dicke des Umschlages, der den Vorderdarm an der Bauchseite begrenzt, eine Spalte entstanden ist, so dass der Umschlag des Kopfes nun an zwei Puncten in die Keimhaut sich fortsetzt. Die vordere Verbindungsstelle sieht man an der Fig. 43 bei *vAf* und ist dieselbe nichts als die spätere vordere Amnionfalte, während die hintere von *vD* oder dem Rande der vorderen Darmpforte ausgeht. Die Bedeutung aller dieser Theile kann erst später näher erörtert werden, doch gebe ich zur vorläufigen Orientirung noch einen Hinweis auf die Figur 45.

Ich schildere nun noch einen Embryo von 40—42 Stunden (Figg. 44 und 45) und hebe nur die Verhältnisse hervor, die einen Fortschritt gegenüber dem Embryo der Fig. 43 beurkunden. Der Embryo besitzt eine Gesammtlänge von 4,2mm, von der 1,45 mm auf den Kopf, 0,80mm auf die Gegend der Urwirbel und 1,95 mm auf das hintere Leibesende kommen, von denen 0,85 mm dem Primitivstreifen angehören. Am Kopfe ist nun die Rückenfurche ganz geschlossen, mit Ausnahme des allervordersten Endes, wo dieselbe noch ein wenig offen steht, und ist mit dem Schlusse der Furche nun auch das Gehirn angelegt, welches aus der die Furche zunächst begrenzenden Substanzlage, der sogenannten Medullarplatte, entsteht. An der Gehirnanlage sind um diese Zeit bereits drei Theile zu unterscheiden, welche Vorderhirn (*Vh*), Mittelhirn (*Mh*) und Hinterhirn (*Hh*) oder 1., 2. und 3. Hirnblase heissen, von welchen das Vorderhirn den breitesten Theil darstellt. Im übrigen ist der Kopf stärker abgeschnürt als früher, der Umschlagsrand an der Bauchseite länger und somit auch der Vorderdarm besser entwickelt. Zugleich zeigt sich als neues Gebilde in der Spaltungslücke der vorderen Wand des Vorderdarms das Herz (*H*) in seiner nahezu primitivsten Form eines geraden Kanales, der nach hinten mit den Anlagen zweier Venen, der *Venae omphalo-mesentericae* (*om*) verbunden ist und vorn zwei Aortenbogen abgibt.

Vorderhirn.
Mittelhirn.
Hinterhirn.
Herz.
Venae omphalo-mesentericae.
Arcus aortae.

In der Halsgegend des Embryo erkennt man 7 deutlich abgegrenzte Urwirbel und findet sich auch hier die Rückenfurche bis hinter dem 2. Urwirbel geschlossen und somit das Medullarrohr auch hier angelegt. Weiter rückwärts tritt die Furche wieder auf (bei *omr*), ist jedoch im Bereiche der Urwirbel eng, um erst hinter denselben rasch sich zu er-

weitern und dann in der Gegend des vorderen Endes des Primitivstreifens allmälig sich zu verlieren.

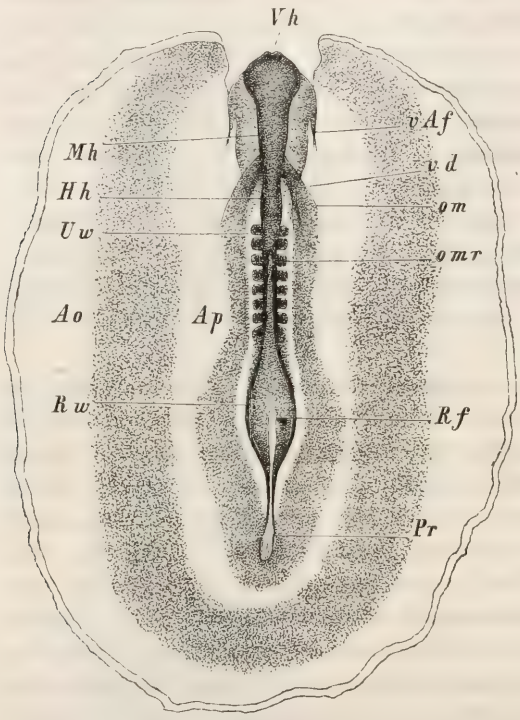


Fig. 44.

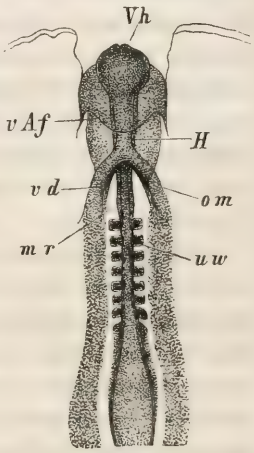


Fig. 45.

Die Parietalzone, die im Holzschnitte nicht besonders bezeichnet ist, ist am Kopfe schmal, etwas breiter in der Gegend der Urwirbel und am breitesten am hinteren Leibesende.

Die Keimhaut des zuletzt geschilderten Embryo zeigt eine schmale und leierförmige *Area pellucida*. Die *Area vasculosa* hat in der Breite 4,5 mm und in der Länge 6 mm und lässt, obschon noch

Fig. 44. Embryo von 4,2 mm Länge vom zweiten Brüttage mit der *Area pellucida* und *vasculosa* von der Rückseite. Etwas über 15mal vergr. *Ao* Gefässhof, durch die Anlage der Randvene begrenzt, im äusseren Theile nicht schattirt. (Die Anlagen der Blutgefässe sind nicht dargestellt). *Ap Area pellucida*; *Vh* Vorderhirn; *Mh* Mittelhirn; *Hh* Hinterhirn; *omr* Stelle, wo das Medullarrohr sich öffnet; *Rw* Rückenwülste; *Rf* Rückenfurche weit offen; *Uw* Urwirbel; *Pr* Primitivstreifen; *vd* vordere Darmpforte; *om Venae omphalo-mesentericae* (Anlage); *vAf* vordere Amnionfalte.

Fig. 45. Vorderer Theil desselben Embryo von der Bauchseite. Buchstaben wie vorhin. Ausserdem *H* Herzanlage als gerader Schlauch, *mr* Medullarrohr.

keine Gefässe sichtbar sind, die Anlage der Randvene deutlich erkennen. Ueber den Gefässhof hinaus reicht noch als breiter Rand der nicht dargestellte Dotterhof mit kreisrunder Begrenzung, an dem der innere Theil dunkler erscheint als der äussere.

§ 11.

Verhalten früher Embryonalanlagen auf Querschnitten.

Nach Schilderung der Art und Weise, wie die ersten Embryonalanlagen im Flächenbilde auftreten, ist es nun an der Zeit, auch einen Blick auf den inneren Bau derselben zu werfen, wie er aus Querschnitten sich ergibt.

Querschnitte von Embryonen vom 2. Tage.

Als Ausgangspunct wähle ich einen älteren Embryo von beiläufig dem Alter des in der Fig. 44 dargestellten, weil an einem solchen nicht nur ältere, sondern auch, am hinteren Leibesende, junge und jüngste Zustände zusammen vorkommen und die Beziehungen derselben zu einander nicht unschwer sich erkennen lassen.

Beginnen wir mit der Untersuchung von Querschnitten der hinter den Urwirbeln gelegenen Gegend, da wo die Rückenfurche noch weit ist, so finden wir folgende Verhältnisse (Fig. 46). Die Embryonalanlage

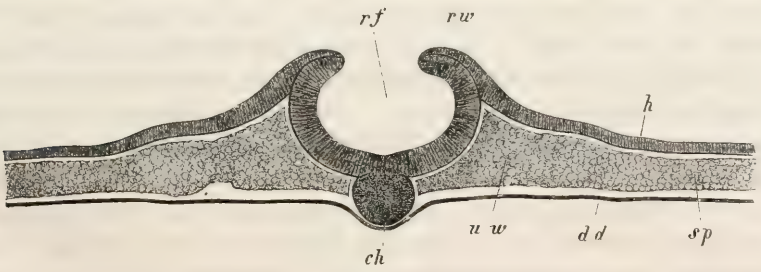


Fig. 46.

besteht aus drei gut getrennten Lagen, von denen die innere, das Darmdrüsenblatt (Remak) oder das Entoderma (*dd*) keinerlei Eigenthümlichkeiten darbietet, ausser dass sie überall von gleicher mässiger Dicke ist, während im Mesoderma oder mittleren Keimblatte in der Mitte als be-

Fig. 46. Querschnitt eines Hühnerembryo, bez. Nr. XI, von der 2. Hälfte des 2. Tages aus der Gegend hinter den Urwirbeln, wo die Rückenfurche weit offen ist. Vergr. 83mal. *rf* Rückenfurche, von der Medullarplatte ausgekleidet; *rw* Rückenwülste; *h* Hornblatt, seitlicher Theil des Ectoderma; *ch* Chorda; *uw* Urwirbelplatten (Remak); *sp* Seitenplatten (Remak); *dd* Darmdrüsenblatt (Entoderma).

sonderes Organ die Chorda (*ch*) erscheint und das äussere Keimblatt oder das Ectoderma die tiefe Rückenfurche (*rf*) zeigt.

Genauer bezeichnet zerfällt das Ectoderma in zwei Theile. Der
Medullarplatte. dickere mediale Theil ist die Medullarplatte von Remak, die, 37 bis 43 μ dick, eine 0,15 mm tiefe und bis zu 0,19 mm breite Furche, die Rückenfurche (*rf*), auskleidet, welche durch stark vortretende Wülste,
Rückenwülste. die Rückenwülste oder Medullarwülste (*rw*) begrenzt wird. An diesen geht die Medullarplatte scharf sich umbiegend in einen dünneren
Hornblatt. Theil des Ectoderma, das sogenannte Hornblatt (*h*) von Remak über, das erst der Medullarplatte genau anliegt, bald jedoch von derselben sich abhebt und als Bekleidung des Mesoderma weiter läuft. Dieses Hornblatt ist in der Nähe der Rückenfurche, abgesehen von der Umbiegungsstelle bis zu 27 μ stark, verdünnt sich aber bald zu 21 bis 16 μ und misst am Rande der Area pellucida nur noch 8 μ, in welcher geringen Dicke dasselbe im ganzen Gefäss- und Dotterhofe zu finden ist, mit Ausnahme des freien Randes des letzteren, der immer etwas verdickt ist. Dem Baue nach bestehen die Medullarplatte und die dickeren Theile des Hornblattes aus zwei bis drei Lagen senkrecht stehender schmälerer Zellen, die dünneren Theile aus nur Einer Zellenschicht, welche bald die Natur eines gewöhnlichen Pflasterepitheliums annimmt.

Chorda dorsalis. Im Mesoderma lenkt die *Chorda dorsalis* oder Rückensaite (*ch*) das Hauptaugenmerk auf sich, ein beiläufig kreisrunder, unterhalb der Mitte der Medullarplatte gelegener Körper von 97 μ Breite und 84 μ Dicke, an dem starke Vergrösserungen eine Zusammensetzung aus rundlichen kernhaltigen Zellen, aber keine besondere Umhüllungsmembran nachweisen. Scharf geschieden von diesem Strange, der als Vorläufer der Wirbelkörpersäule aufzufassen ist, sind die seitlichen Theile des Mesoderma, deren bis zu 0,1 mm dickeren medialen Theile (*uw*) im Bereiche der Stammzone der Embryonalanlage
Urwirbelplatten. mit Remak die Urwirbelplatten heissen, welche sich dann ohne
Seitenplatten. Grenze in die dünneren Seitentheile (*sp*) oder Seitenplatten (Remak) fortsetzen, welche so weit reichen als die Parietalzone der Flächenbilder und dann unmittelbar in das noch dünnere Mesoderma der Area pellucida übergehen. Vom Rande dieses Fruchthofes aus erstreckt sich dann das Mesoderma jederseits noch beiläufig auf 1,5 mm Breite in die Randtheile des Blastoderma hinein und begrenzt sich mit einer Verdickung, der Anlage der Randvene des späteren ersten Gefässsystems. Das ganze Mesoderma besteht aus rundlichen Zellen und zeigt im Gefässhofe die ersten Andeutungen der Gefässbildung, von denen später im Zusammenhange gehandelt werden soll.

Entoderma. Das Entoderma (*dd*) endlich besteht in der Gegend der Embryo-

nalanlage aus einer einfachen Schicht platter Pflasterzellen. Gegen den Rand der Area pellucida zu werden diese Zellen allmälig höher und mehr cylindrisch und gehen in der Area vasculosa in grosse, z. Th. mehrschichtige, z. Th. einschichtige Elemente über, die im Gefässhofe eine Lage von 54—64 μ Dicke und im Dotterhofe anfangs eine solche von 108—130 μ Mächtigkeit, den von mir sogenannten Keimwulst, bilden. Im Dotterhofe verschmächtigt sich dann übrigens das Entoderma bald, erhält kleinere Elemente und läuft schliesslich mit dem Ectoderma zusammen ganz dünn aus. Keimwulst.

Wir wenden uns nun zu einer vorderen Gegend, die immer noch hinter den Urwirbeln, aber dicht an denselben liegt (Fig. 47). Hier finden wir die beiden äusseren Keimblätter in wesentlich anderen Zu-

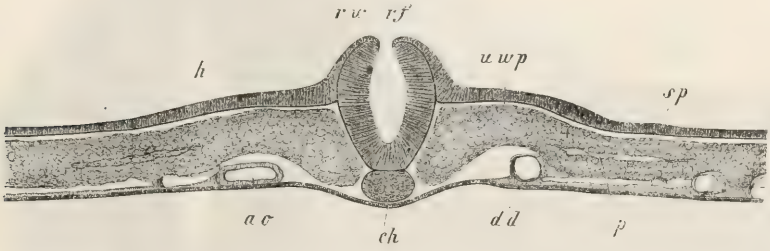


Fig. 47.

ständen. Im äusseren Keimblatte ist die Rückenfurche tiefer und der Eingang zu derselben spaltenförmig geworden, indem die Rückenwülste einander sich genähert haben. So ist nun die Medullarplatte aus der Gestalt einer Halbrinne nahezu in die eines Rohres übergegangen und erkennt man deutlich in demselben die Anlage des Medullarrohres. Im Mesoderma ist die Chorda dünner als früher und etwas abgeplattet, die Urwirbelplatten dagegen dicker und auch in der Form anders gestaltet. Als Novum tritt nun ein Gefässlumen an der Grenze zwischen Urwirbelplatten und Seitenplatten unmittelbar am Entoderma auf, welches nichts anderes ist als die *Aorta descendens*, und andere Gefässschnitte können auch noch weiter nach aussen in den tiefsten Theilen des Mesoderma sichtbar sein. Ausserdem verdient Beachtung eine dünne Spalte in den Seitenplatten (*p*), die Peritonealspalte, welche als die erste Andeutung der grossen visceralen Leibeshöhle anzusehen ist. Aorta. Peritonealspalte.

Fig. 47. Querschnitt von demselben Hühnerembryo, Nr. XI, wie Fig. 46, etwas weiter vorn. Vergr. 83mal., Buchstaben dieselben. Ausserdem *a o Aorta descendens*; *u w p* Urwirbelplatte; *p* Spalte in den Seitenplatten, erste Andeutung der Pleuro-peritonealhöhle.

Aus der Gegend der Urwirbel, zwei Schnitte weiter vorn als Fig. 47 ist Fig. 48, die die mittleren Theile des Blastoderma bei starker Vergrösserung darstellt. Dieselbe zeigt das Medullarrohr ganz geschlossen und vom Hornblatte abgeschnürt, so jedoch, dass in beiden Blättern die Schlussnaht noch zu erkennen ist. Ferner sind nun die Urwirbel deutlich als grosse rundlich viereckige Massen (*uw*) zu erkennen, wenn auch von den Seitenplatten (*sp*) nicht vollkommen abgeschnürt. Da wo die Seitenplatten an die Urwirbel angrenzen, erhebt sich warzenförmig eine Zellenmasse (*ung*) der Seitenplatte, die nichts

Medullarrohr.

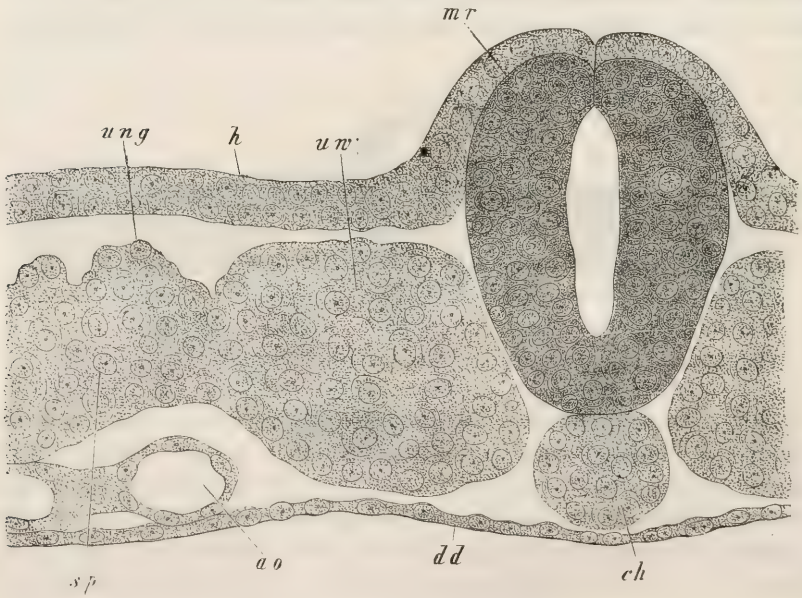


Fig. 48.

anderes ist als die erste Anlage des Urnierenganges. Im Uebrigen stimmt dieser Querschnitt mit dem vorhergehenden ganz überein und hebe ich namentlich noch hervor, dass die Seitenplatten ebenfalls eine deutliche Spalte besassen.

Urnierengang.

Weiter nach vorn zeigen nur noch zwei Schnitte den Urnierengang, worauf derselbe dann in der Gegend der vordersten Urwirbel fehlt. Die

Fig. 48. Querschnitt des Hühnerembryo Nr. XI, von dem die Figg. 46 und 47 stammen, aus der Gegend der Urwirbel. 480mal vergr. Buchstaben wie bei Fig. 47. Ausserdem *mr* Medullarrohr, an dem noch die Schlussnaht sichtbar ist; *ung* Urnierengang in der Abschnürung begriffen; *uw* Urwirbel.

übrigen Veränderungen in der Urwirbelgegend zeigt die Fig. 49, welche der Gegend des 3. Urwirbels entnommen ist, und lassen sich dieselben kurz dahin bezeichnen, dass die Aorten näher zusammenrücken, Urwirbel, Mark und Chorda dicker werden und an der Bauchseite eine seichte Rinne, die Darmrinne, entsteht. Sehr auffallend ist auch das Verhalten der Seitenplatten, welche nun deutlich eine Spalte zeigen und in eine obere Lage, die Hautplatte (Remak) und eine untere Schicht, die Darmfaserplatte (Remak), gespalten sind. Diese letztere Platte ist an den Schnitten aus der Gegend der vordersten Urwirbel auffallend dick und wie aus cylindrischen Zellen gebildet.

Darmrinne.

Hautplatte.

Darmfaserplatte.

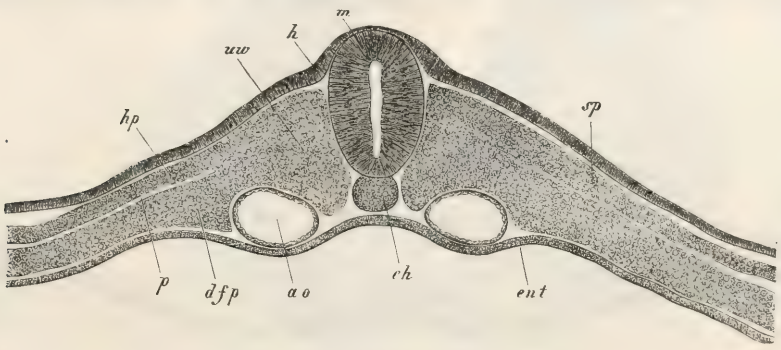


Fig. 49.

Die Gegend vor den Urwirbeln zeigt bei Embryonen dieses Alters in langer Ausdehnung den Vorderdarm angelegt und an seiner vorderen Wand anliegend das Herz. Als Beispiel wähle ich eine Gegend, in der das Herz mit seinen beiden Gekrösen sichtbar ist und gebe einfach eine Beschreibung des Querschnittes (Fig. 50), ohne auf die Geschichte der Entstehung des Herzens einzugehen, die weiter unten im Zusammenhange geschildert werden soll.

Der Schnitt zeigt im Leibe des Embryo selbst in der Mitte die Chorda dorsalis und das Medullarrohr (*m*), d. h. die 3. Hirnblase. Die grosse quere Spalte vor diesen Theilen (*ph*) ist die Höhle des Vorderdarms, dessen Epithel an gewissen Stellen auffallend dick, an anderen wiederum sehr dünn ist. Mit seinen seitlichen Theilen ist der Vorderdarm stark nach hinten gebogen und hier umfasst er die zwischen ihm

Vorderdarm.

Fig. 49. Querschnitt des Hühnerembryo Nr. XI der Figg. 46, 47 und 48 aus der Gegend des 3. Urwirbels. Vergr. 106mal. Buchstaben wie in Fig. 48. Ausserdem *m* Medullarrohr; *hp* Hautplatte (Remak); *dfp* Darmfaserplatte (Remak), welche beide zusammen aus der früheren Seitenplatte sich entwickelten. Die Spalte dazwischen ist die Pleuro-peritonealhöhle.

und dem Medullarrohre gelegenen *Aortae descendentes* (*a*). Eine dritte Biegung abwärts zeigt derselbe an der vorderen Wand in die Mitte, da wo aussen das Herz ansitzt. Alle Zellenmassen, die das Medullarrohr, die Aorten und die Chorda umgeben, gehören dem Mesoderma an und repräsentiren die Stammzone desselben, die am Rumpfe die Urwirbel darstellt, wesshalb man die entsprechenden Theile am Kopfe Urwirbelplatten des Kopfes nennen kann (Remak). Am Rande des Darmes gehen diese Platten unmittelbar einmal in die Hautplatte (*hp*) und zweitens in die Darmfaserplatte über. Letztere, deren Bezeichnung vergessen wurde, setzt sich wieder fort in die äussere Wand des Herzschlauches (*hzp*) und diese bildet an der unteren Seite des

Urwirbelplatten des Kopfes.

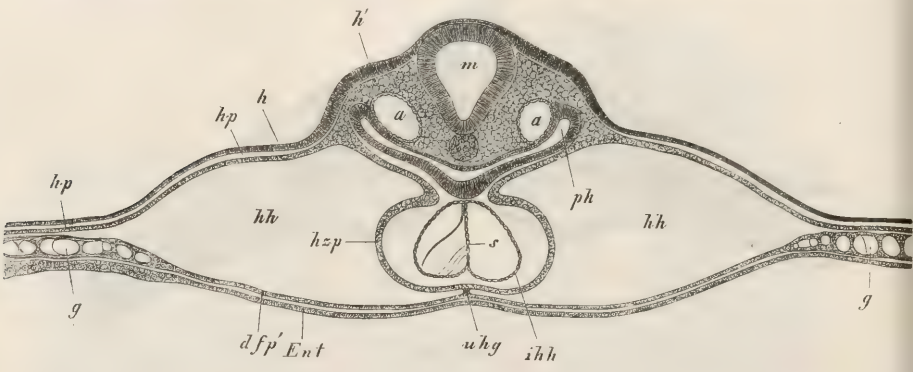


Fig. 50.

Herzens in der Mittellinie das untere Herzgekröse (*uhg*), welches das Herz mit einer dünnen Haut verbindet, die von vorn die grosse Höhle (*hh*) schliesst, die das Herz enthält, die man Halshöhle nennen kann. Diese Wand oder die vordere Halswand besteht aus einer Fortsetzung der Darmfaserplatte, d. h. der äusseren Herzwand *dfp'* und dem unter dieser gelegenen inneren Keimblatte (*Ent*). Im Herzen ist die innere Herzhaut (*ihh*) oder das Endothel sichtbar, das um diese Zeit noch einen doppelten Schlauch mit einem Septum (*s*) bildet. Die seitlichen

Unteres Herzgekröse.

Halshöhle.

Fig. 50. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden, ungefähr von demselben Alter wie der, dem die Schnitte 46, 47, 48 und 49 entnommen wurden. Vergr. 61mal. *M Medulla oblongata*; *h* Hornblatt; *h'* verdickter Theil des Hornblattes in der Gegend, wo später die Gehörgruben entstehen; *a Aorta descendens*; *ph* Pharynx (Vorderdarm); *hp* Hautplatte; *hzp* Herzplatte (äussere Herzwand); *uhg* unteres Herzgekröse, übergehend in *dfp'* die Darmfaserplatte, die mit dem Entoderma den vordern Theil der Wand der Halshöhle *hh* bildet. *ihh* Innere Herzhaut (Endothelialrohr) mit dem Septum *s*; *g* Gefässe der innersten Theile der *Area opaca*.

Theile des Holzschnittes, wo der Buchstabe *g* ist, gehören dem innersten Theile der Area opaca an.

Endlich beschreibe ich noch einen stärker vergrösserten Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo, von dem die meisten der in diesem

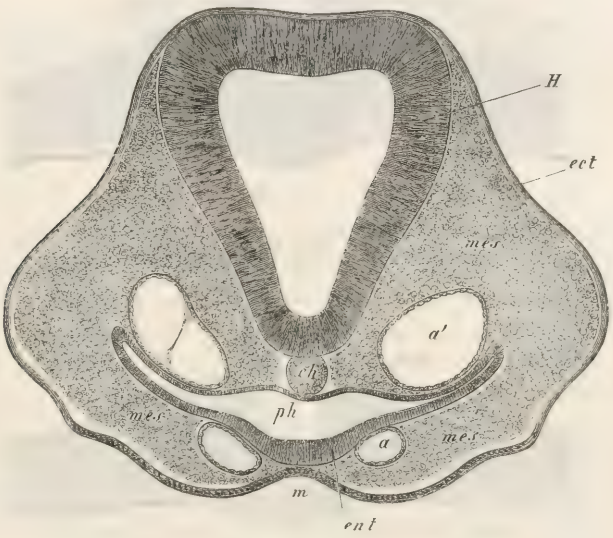


Fig. 51.

§ gegebenen Abbildungen stammen. Derselbe zeigt als interessanteste Eigenthümlichkeit bei *m* die Mundbucht vom Ectoderma oder Hornblatte bekleidet, welches hier an das Entoderma (*ent*) des Pharynx (*ph*) angrenzt. An dieser Stelle tritt später ein Durchbruch ein, nachdem die Mundbucht sich noch mehr vertieft hat, wodurch der Darm eine vordere Ausmündung erhält, während aus der Mundbucht die primitive Mundhöhle hervorgeht. Ausserdem zeigt der Schnitt in der vorderen Schlundwand einen Aortenbogen (*a*) und hinter (dem Pharynx die absteigenden Theile der Aorten (*a'*) und vom Gehirn die 2. Hirnblase oder das Mittelhirn. Mundbucht.

Nach Verfolgung der Schnitte dieses Embryo nach dem Kopfe zu und nach Würdigung der hier allmälig auftretenden Differenzirungen wollen wir nun auch die einfacheren, am hinteren Leibesende stattfin-

Fig. 51. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI, 101mal vergr. *H* Gehirn (2. Blase); *ch* Chorda; *a* ein Aortenbogen; *a'* *Aorta descendens*; *ph* Schlund; *m* Mundbucht; *ect* Ectoderma; *ent* Entoderma; *mes* Mesoderma.

denden Verhältnisse ins Auge fassen und zwar an der Hand der Figg. 52, 53, 54 und 55, die alle demselben Embryo angehören, dessen vordere Querschnitte eben beschrieben wurden.

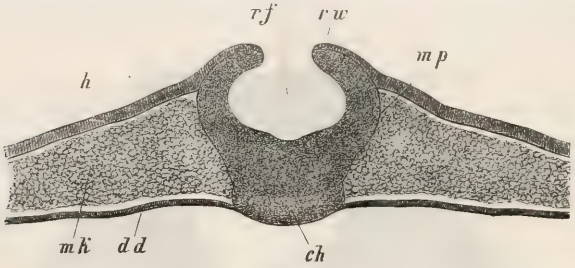


Fig. 52.

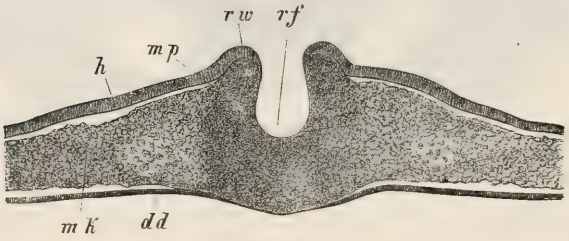


Fig. 53.

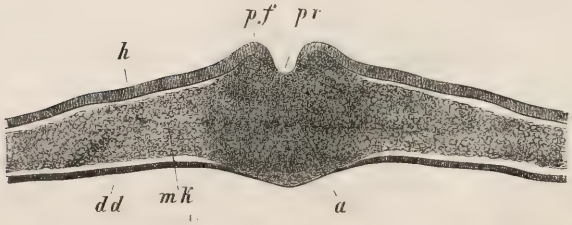


Fig. 54.

Fig. 52—55. Querschnitte des hinteren Leibesendes des Embryo Nr. XI. 83mal vergr.

Fig. 52. Gegend der offenen Rückenfurche. Chorda von der Medullarplatte nicht gesondert.

Fig. 53. Rückenfurche enger. Medullarplatte, Chorda und mittleres Keimblatt nicht gesondert.

Fig. 54. Uebergang der Rückenfurche in die Primitivrinne

Diese Serie lässt folgende Verhältnisse erkennen. Zuerst verschmelzen in einer Gegend, in der die Rückenfurche noch sehr deutlich

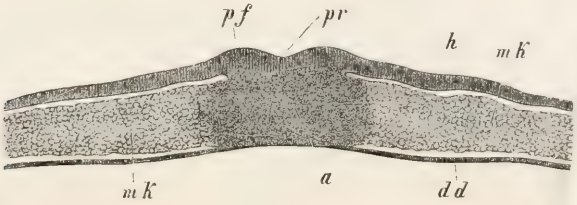


Fig. 55.

ist, die Medullarplatte und die Chorda miteinander, sind jedoch anfänglich noch von den Urwirbelplatten getrennt (Fig. 52). Dann wird die Rückenfurche schmäler, die Medullarplatte und Chorda verschwinden als deutlich unterscheidbare Bildungen und gehen seitlich ohne Grenze in das mittlere Keimblatt über, doch ist beachtenswerth, dass an den Rückenwülsten das Hornblatt bis an den Eingang der Furche deutlich ist (Fig. 53). Endlich tritt (Fig. 54, 55) eine ächte Axenplatte oder ein Primitivstreifen auf. Die Primitivrinne (*pr*) ist die Fortsetzung der Rückenfurche (*rf*) und die Primitivfalten (*pf*) die der Rückenwülste (*rw*), und sind beide diese Bildungen anfänglich (Fig. 54) noch besser ausgeprägt als später (Fig. 55), wo ihre Verhältnisse ganz an die primitiven jüngsten Embryonalanlagen erinnern, nur dass das Mesoderma dicker ist.

Querschnitte von Embryonen vom 1. Tage.

Ich wende mich nun zu jüngeren Embryonen und wähle zunächst ein Blastoderma aus der 22. Stunde der Bebrütung, dessen Embryonalanlage noch keine Urwirbel, wohl aber vorn eine Rückenfurche zeigte und ungefähr demjenigen der Fig. 40 entspricht.

Dieses Blastoderma wurde in seinem mittleren, die Embryonalanlage enthaltenden Theile der ganzen Breite nach in 34 Querschnitte zerlegt, von denen ich die nebenstehenden, bei einer und derselben Vergrösserung gezeichneten zur Darstellung der hier statthabenden Verhältnisse vorlege, indem ich zugleich in Fig. 56 ein Gesammtbild eines solchen Blastoderma gebe, welches auch in der Fig. 28 dargestellt ist.

Fig. 55. Gegend des Primitivstreifens.

In allen Figuren folgende Buchstaben:

h Hornblatt; *mk* mittleres Keimblatt; *dd* Darmdrüsenblatt; *ch* Chorda; *rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste; *pr* Primitivrinne; *pf* Primitivfalten; *a* Axenplatte oder Primitivstreifen.

Die allgemeinen Verhältnisse dieses Blastoderma gehen wohl ohne Weiteres aus den Figg. 57—63 hervor und bemerke ich daher nur Fol-

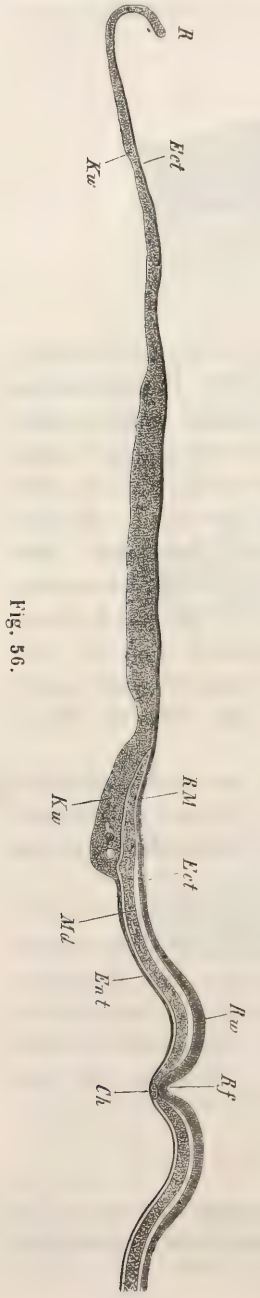


Fig. 56.

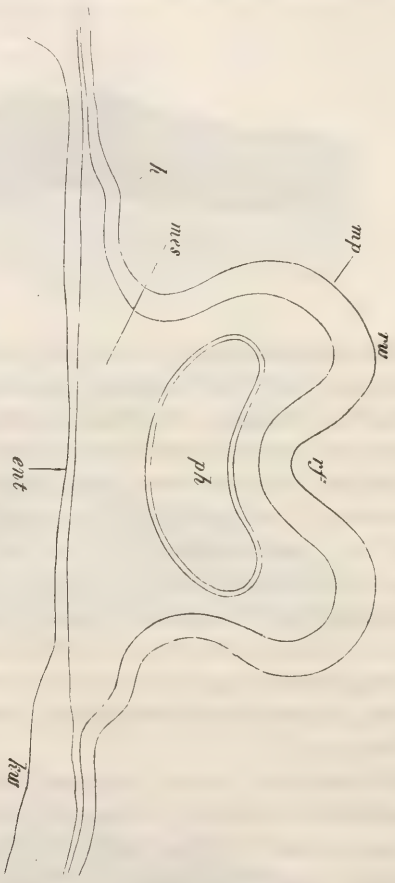


Fig. 57.

Fig. 56. Querschnitt durch den vordern Theil einer Embryonalanlage und eines Blastoderma von 22 Stunden von demselben Embryo, von dem auch die Fig. 28 stammt. Vergr. 40mal. *Ect* Ectoderma; *Md* Mesoderma; *Ent* Entoderma; *Ch* Chorda; *Rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste, *Rm* Rand des Mesoderma; *Kw* Keimwulst (Verdickung des Entoderma mit einigen grossen Furchungskugeln); *Kw'* dünne Aussenzone des Dotterhofes; *R* Rand des Blastoderma mit zwei Keimblättern.

Fig. 57—63. Querschnitte durch die Embryonalanlage und den Primitivstreifen eines Blastoderma von 22 Stunden (s. Figg. 28 und 56). 118mal vergr. Die

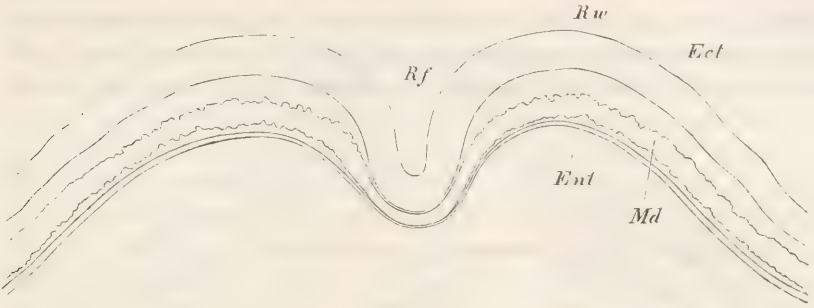


Fig. 58.

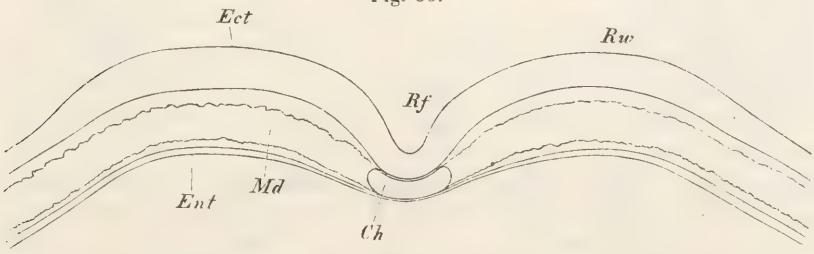


Fig. 59.

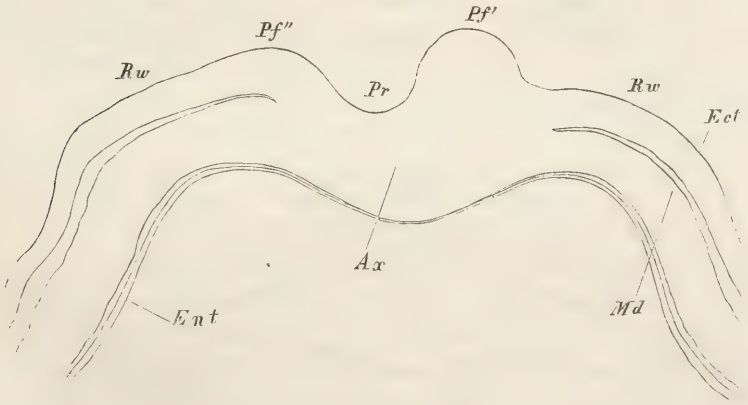


Fig. 60.

Krümmung der Seitentheile ist nahezu an allen Figuren keine ganz naturgemässe. *Ect* Ectoderma; *Ent* Entoderma; *Md* Mesoderma; *Rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste; *Pr* Primitivrinne; *Pr* Primitivfalten; *Ch* Chorda; *Ax* oder *Ap* Axenplatte oder Primitivstreifen.

Fig. 57. Schnitt (Nr. 3) durch den Umschlagsrand des Kopfes mit geschlossenem Vorderdarm oder Pharynx *ph*; *mp* Medullarplatte der Gehirnanlage, eine tiefe Furche bildend; *kw* Keimwulst des Entoderma.

Fig. 58. Schnitt (Nr. 5) durch den hinteren Theil des Kopfes mit der Gehirnanlage als tiefer Rinne.

Fig. 59. Schnitt (Nr. 7) in der Gegend, wo die Chorda zuerst auftritt.

Fig. 60. Schnitt (Nr. 12) durch das vorderste Ende der Primitivrinne. Rechte Primitivfalte *Pf'* höher als die linke *Pf''*. Letzte Andeutung der Rückenwülste.

gendes. Die zwei ersten Querschnitte fielen vor den Kopf und zeigte von diesen Nr. 1 kein Mesoderma mehr. Der 3. Schnitt traf den Umschlagsrand an der Ventralseite des Kopfes (Fig. 57) und zeigt den

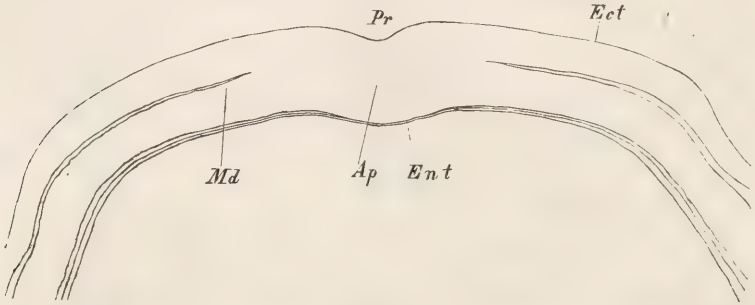


Fig. 61.

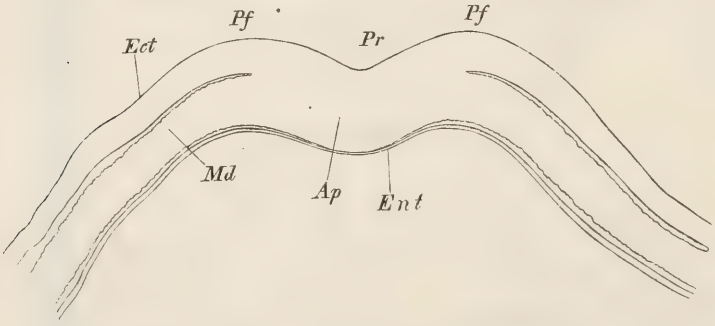


Fig. 62.

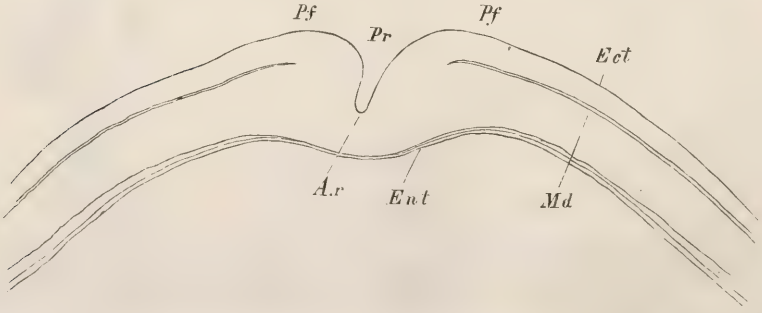


Fig. 63.

Fig. 61. Schnitt (Nr. 15) durch den vorderen Theil des Primitivstreifens.
Fig. 62. Schnitt (Nr. 21) durch den mittleren Theil des Primitivstreifens.
Fig. 63. Schnitt (Nr. 27) durch den hinteren Theil des Primitivstreifens mit tiefer Rinne.

Vorderdarm zu und das Gehirn als Furche. Der 4. ergab den Vorderdarm rinnenförmig geformt und die Rückenfurche weniger tief. In allen übrigen Schnitten war das Blastoderma an der Ventralseite abgeflacht und zeigte bis zum Schnitte 12 (Figg. 58, 59) die Rückenfurche und von da an bis zum Schnitte 32 die Primitivrinne (Figg. 60, 61, 62, 63). Ein auch in der Mitte selbständiges Mesoderma zeigten alle vorderen Schnitte 4—12, von denen jedoch nur die Schnitte 7, 8 und 9 eine deutliche Chorda enthielten. Vom 13. Schnitte an erschien die Axenplatte, die bis zum Schnitte 32 sich erhielt (Figg. 59—63). Die zwei letzten Schnitte 33 und 34 fielen hinter den Primitivstreifen, zeigten jedoch ein selbständiges Mesoderma.

Einzelheiten anlangend, so mache ich in erster Linie aufmerksam auf die Beziehungen der Primitivrinne zur Rückenfurche, welche aus den Querschnitten 12 und 13 hervorgehen (Fig. 60). Beide longitudinalen Einsenkungen setzen sich wohl ineinander fort, aber nicht in der Weise, dass die Mittellinien derselben ineinander laufen, vielmehr geht, wie dies Götte zuerst beschrieben hat, die Primitivrinne in den linken Theil der Rückenfurche über und die rechte Primitivfalte in den Boden der Rückenfurche, so dass somit die Rückenfurche, verglichen mit der Primitivrinne, wie etwas nach rechts verworfen erscheint. Des Ferneren wird für die Rückenfurche viel mehr Material der Keimblätter verwendet als für die Primitivrinne.

Wie die Rückenfurche unmittelbar vor dem Primitivstreifen seichter ist (Fig. 58) und dann allmälig an Tiefe — und die Rückenwülste an Erhebung — zunimmt, ohne jedoch ganz zu einem Rohre sich umzuwandeln, zeigen die Figg. 58 und 57 ebenfalls deutlich.

Ausserdem mache ich auf die eigenthümliche Form solcher Rückenfurchen im Querschnitte aufmerksam (Fig. 58), welche von denen älterer Embryonen (s. Fig. 46) sehr abweichen. Aus diesem Grunde erscheinen dieselben auch im Flächenbilde (s. Figg. 40 und 41) ganz schmal, viel schmäler als später (s. Figg. 39 und 43) und lässt sich aus der Flächenansicht kein Schluss auf die Breite der Medullarplatte oder des Theiles des Ectoderma machen, der zur Bildung des Medullarrohres verwendet wird.

Das Ectoderma besitzt in diesem Stadium in der Gegend der Embryonalanlage im Mittel 25—35 μ Dicke, an den dicksten Stellen 40—48 μ, im Bereiche der Area opaca dagegen nur 7—8 μ.

Am Mesoderma ist vor Allem das Auftreten der Chorda dorsalis in die Augen springend. Im ganzen hinteren Abschnitte der Embryonalanlage besteht der ursprüngliche Primitivstreifen wesentlich in derselben Weise wie früher, d. h. es sind hier Ectoderma und Mesoderma untrennbar verbunden. Eine Sonderung beider Lagen beginnt

erst an der Stelle des Ueberganges der Primitivrinne in die Rückenfurche und zwar zuerst in der Gegend der rechten Primitivfalte, welche Sonderung sofort ganz durchgreift, so dass von nun an ein selbständiges Mesoderma vorhanden ist. An diesem ist anfangs der mittlere Theil noch nicht zur Chorda abgeschnürt, doch wird dieselbe bald und zwar schon am 3. oder 4. Schnitte vor dem Primitivstreifen deutlich (Fig. 59). Die eben erst differenzirte Chorda ist platt, 81 μ breit, 48 μ dick und hängt noch so genau mit den seitlichen Theilen des Mesoderma zusammen, dass ihre Grenzen nur bei starken Vergrösserungen sicher sich erkennen lassen. — In diesem Zustande erhält sich die Chorda übrigens nur in einer kurzen Strecke von beiläufig 0,45 mm und dann tritt wieder der Zustand des ungetheilten Mesoderma ein (Fig. 58), welcher bis zum Kopfende bleibt.

In Betreff des Mesoderma sind nun noch mehrere Verhältnisse erwähnenswerth, vor allem seine Breite und seine Dicke. Erstere anlangend, so ist das Mesoderma im Allgemeinen vorn weniger entwickelt als hinten und seitlich, d. h. es erstreckt sich dasselbe hier weiter über die Embryonalanlage hinaus als dort. Unter zwei Schnitten, die vor dem Kopfe angelegt wurden, zeigte der erste kein Mesoderma mehr und beim Schnitte 3 (Fig. 57), der den vordersten Theil des Kopfes traf, war dasselbe noch ganz schmal. Weiter hinten reichte dasselbe überall in die Area opaca hinein (welche so in dessen Bereiche zur Area vasculosa wurde) und erhielt sich auch am hinteren Ende des Embryo in derselben Weise.

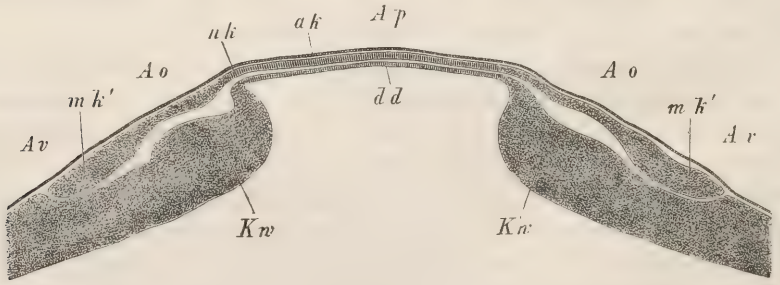


Fig. 64.

Fig. 64. Querschnitt durch die drei Keimblätter im Fruchthofe hinter der Embryonalanlage. Von einem Blastoderma vom Ende des ersten Tages mit Primitivstreifen und Rückenfurche (bez. VIII). Vergr. 40mal. *Ap Area pellucida*; *Ao Area vasculosa*; *Av Area vitellina*; *ak* Ectoderma; *mk* Mesoderma; *mk'* Randverdickung des Mesoderma mit Gefässanlagen; *dd* Entoderma; *Kw* Keimwulst, Verdickung des Entoderma.

In Hinsicht auf die Dicke ist besonders hervorzuheben, dass der Rand dieser Lage eine sehr wechselnde Dicke hat, und, während er im Kopftheile der Embryonalanlage nicht mehr als 19—26 μ misst, in den Schnitten aus der Gegend des Primitivstreifens (Fig. 28, S. 90) und hinter der Embryonalanlage bis zu 0,1 mm und darüber beträgt. Einen Schnitt der letzteren Art zeigt die Fig. 64 von einem anderen Embryo als dem, welchem die obigen Figuren entnommen wurden.

Dem Baue nach zeigt das Mesoderma zweierlei, das alle Beachtung verdient, und zwar erstens Lücken und Spaltbildungen von sehr wechselnder Ausdehnung und Grösse, die in seinen Randtheilen, und zwar sowohl im Bereiche der Area pellucida, als auch in demjenigen der späteren Area vasculosa sich finden. Diese Lücken liegen so (Fig. 30, dass sie stets das Mesoderma in eine obere und untere Lage trennen, und scheinen, da an fertige Gefässe um diese Zeit noch nicht zu denken ist, mit den Spaltbildungen verglichen werden zu dürfen, die später das Mesoderma in Hautplatte und Darmfaserplatte spalten (siehe unten bei den Gefässen).

Ein zweiter viel wichtigerer Umstand ist der, dass die Randtheile des Mesoderma im Bereiche des Keimwulstes des Entoderma an vielen Schnitten kugelige deutliche begrenzte Zellenmassen (Fig. 28) zeigen, welche ich für nichts anderes als die Anlagen der später auftre-

Fig. 65.

Fig. 65. Querschnitt durch die Grenzgegend der *Area pellucida* und *opaca* von einem Blastoderma am Ende des ersten Tages (bez. XO) aus einer Gegend, wo die Rückenfurche weit offen und die Chorda eben in der Differenzirung begriffen war. Chromsäure-Carminpräparat in Canadabalsam 350mal vergr. *Rz* Randzone des Embryo; *Ao Area vasculosa*; *Ap Area pellucida*; *h* Hornblatt; *mk* mittleres Keimblatt; *dd* Darmdrüsenblatt; *ak* äusseres Keimblatt; *kw* Keimwulst, dessen Zellen gröbere Körner enthielten, die in Folge der angewandten Reagentien nicht sichtbar sind.

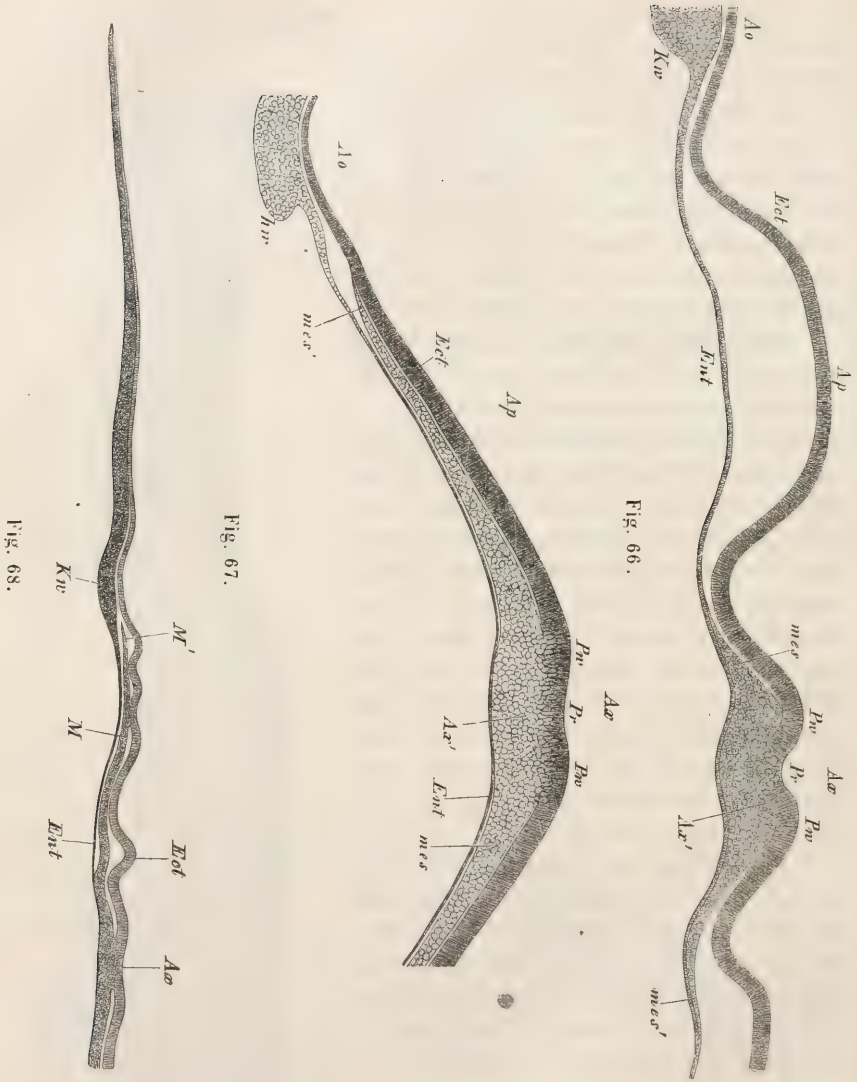


Fig. 66. Querschnitt durch einen Theil des Blastoderma eines 4 Tage bei 30° C. bebrüteten Hühnereies. 78mal vergr. *Ap Area pellucida*; *Ao Area opaca*; *Ect* Ectoderma; *Ent* Entoderma; *Ax* Axenplatte; *Ax'* tiefer Theil derselben, der mit dem in Bildung begriffenen Mesoderma *Mes* zusammenhängt; *Mes'* Rand des Mesoderma; *Kw* Keimwulst des Entoderma.

Fig. 67. Querschnitt durch einen Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 14 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 66mal. Buchstaben wie in Fig. 66.

Fig. 68. Querschnitt durch einen Primitivstreifen und einen Theil des Blasto-

tenden Gefässe der Area vasculosa halten kann. Am deutlichsten und grössten ist unter diesen Anlagen, die im tieferen Theile des Mesoderma ihre Lage haben, eine am Rande selbst befindliche, die der späteren Vena terminalis entspricht.

Vom Entoderma des hier beschriebenen Blastoderma von 22 Stunden ist nur soviel zu sagen, dass es im Keimwulste eine ziemliche Zahl grosser Furchungskugeln enthält und dass solche oft dem Mesoderma nahe liegen. Doch gelang es nicht, besondere Beziehungen dieser Zellen zu der genannten Haut, namentlich auch nicht zu den als Gefässanlagen gedeuteten Zellencomplexen aufzufinden. Der Keimwulst misst im Bereiche des Mesoderma ungefähr 0,1 mm, jenseits desselben 0,15 mm und besteht durchweg aus deutlichen, rundlich-eckigen geschichteten Zellen mit schönem Nucleus und grösseren Inhaltskörnern, welche jedoch noch nicht das Maximum ihrer Grösse erreicht haben. In der Area pellucida besteht das Entoderma in der Mitte aus platten Zellen und am Rande aus dickeren (höheren) Elementen, die ohne Grenze in die des Keimwulstes sich fortsetzen. Eine Darstellung des Entoderma an der Grenze der Area opaca und pellucida nebst den andern beiden Keimblättern gibt die Fig. 65.

Zur Vervollständigung dieser Schilderung sei nun noch gestattet auch auf die Querschnitte der jüngsten Stadien, d. h. der Blastodermen mit Primitivstreifen, zurückzugehen, von denen freilich schon oben, bei Gelegenheit der Schilderung der Bildung des Mesoderma, Manches erwähnt wurde. Solche Keimhäute (Figg. 66, 67, 68) zeigen den Primitivstreifen im Querschnitte im Allgemeinen so, wie er von der 22 Stunden alten Embryonalanlage geschildert wurde, nur ist die Rinne desselben um so seichter, ja selbst z. Th. ganz fehlend, je jünger das Ei ist. Ferner wird das Mesoderma immer schmäler und in seinen Randtheilen dünner, je weiter man auf frühere Stadien zurückgeht, während vom Entoderma nur das zu sagen ist, dass die Zellen seines Keimwulstes, je jünger sie sind, um so kleinere Inhaltskörner besitzen.

Zwischen diesen Keimhäuten und der oben geschilderten befinden sich dann noch solche, in denen schon die erste Anlage der Rückenfurche sich findet, aber von einer Chorda noch nichts zu sehen ist, während das mittlere Keimblatt auch in der Mitte von der Medullarplatte gut geschieden erscheint.

derma eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. circa 33mal. Buchstaben wie bei Fig. 67, ausserdem *M* Mesoderma, *M'* Rand des Mesoderma an der Grenze der *Area pellucida*.

§ 12.

Von der Bedeutung des Primitivstreifens für die Entwicklung des Embryo.

Während die Embryologen früher mehr weniger bestimmt von der Anschauung ausgingen, dass der Primitivstreifen mit den seitlich angrenzenden Theilen der Area pellucida zum Embryo sich gestalte, sind im letzten Decennium mehrfache Versuche gemacht worden, die Bedeutung des genannten Theiles für den Aufbau des embryonalen Körpers einzuschränken. Am weitesten ging in dieser Beziehung Dursy, nach welchem kein Theil des Embryo aus dem Primitivstreifen selbst hervorgeht, sondern derselbe ganz und gar vor diesem Gebilde sich anlegt und zwar in der Weise, dass zuerst Kopf- und Schwanztheil des Embryo sich bilden, zwischen welchen dann, nach und nach von vorn nach hinten fortschreitend, auch der Rumpftheil entsteht. Bei zwei anderen Autoren, His und Waldeyer, finden wir die Vorstellung, dass wenigstens der Kopf des Embryo vor dem Primitivstreifen sich bilde, wogegen der Rumpf durch eine Differenzirung des Streifens selbst entstehe, während der neueste Untersucher, Götte, wenn ich ihn recht verstehe, der Meinung ist, dass wohl ein Theil des Embryo vor dem Streifen entstehe, dass sich aber nicht bestimmen lasse wie viel. Götte ist übrigens der erste, der den Versuch gemacht hat, an aufeinander folgenden Querschnitten die Beziehungen des Primitivstreifens zu den zuerst auftretenden embryonalen Theilen aufzuhellen.

Die Frage von der Bedeutung des Primitivstreifens kann nur an der Hand einer richtigen Erkenntniss seiner Entwicklung gelöst werden. Wie wir oben sahen, ist der Streifen oder die Axenplatte eine axiale Verdickung des Blastoderma, die einer Wucherung des Ectoderma ihren Ursprung verdankt. Anfänglich nur in der späteren Axe gelegen, wuchern die tieferen Theile dieser Verdickung bald zwischen Ectoderma und Entoderma hinein und bilden hier nach und nach eine besondere Lage, das mittlere Keimblatt oder Mesoderma. Verfolgt man die Art und Weise der Bildung dieser 3. Keimhaut genauer, so ergibt sich, dass die besagte Wucherung der tieferen Lagen des Primitivstreifens nicht nur an seinen Seitentheilen statt hat, sondern auch vom vorderen und hinteren Ende desselben ausgeht, so dass der Streifen nach und nach ringsherum eine annähernd ringförmige Zone ansetzt, die bald die Grenzen der Area pellucida erreicht und überschreitet. Doch ist das Wachsthum dieser Zone oder des Mesoderma nicht überall gleich rasch, am schnellsten seitlich, langsamer hinten und am allerlangsamsten am Kopfende des Streifens, an dem zwar, mit Ausnahme einer bestimmten

Stelle (s. unten), rasch eine gewisse Breite des Mesoderma sich anbildet, das weitere Fortschreiten dieser Haut dagegen sehr langsam sich macht, so dass der Rand der Area pellucida hier später erreicht wird als anderwärts.

Aus dieser Production des Primitivstreifens oder dem Mesoderma gestalten sich nun, in Verbindung mit den entsprechenden Theilen des Ectoderma und Entoderma, auf jeden Fall alle peripherischen Theile der späteren Embryonalanlage, mit anderen Worten Alles, was auf Rechnung der mit His Parietalzone genannten Lage kommt und sicherlich auch ein Theil dessen, was zur Stammzone oder zu den mehr axialen Theilen gehört. Handelt es sich jedoch darum, das genau abzugrenzen, was aus dem ursprünglichen Primitivstreifen selbst und was aus seinen später angebildeten Randtheilen hervorgeht, so kann dies nur in Folge einer möglichst genauen Untersuchung geschehen.

Verfolgt man junge Keimhäute mit Primitivstreifen aus verschiedenen Zeiten, so findet man neben solchen, die nur einen Primitivstreifen enthalten, andere, an denen der Primitivstreifen vorn, obschon er ebenso gut abgegrenzt ist, wie in den ersten Fällen, wie in einen Streifen übergeht, den ich oben als Kopffortsatz desselben bezeichnete. Diesen Streifen haben schon Dursy, His, Waldeyer und Götte gesehen und z. Th. abgebildet, ohne über seine Bedeutung und Entwicklung sich einigen zu können. Dursy hält denselben für die erste Anlage der Chorda dorsalis und lässt ihn aus dem Bildungsstoffe am vorderen Ende des Primitivstreifens hervorwachsen. Nach His wird der Streifen dadurch hervorgebracht, dass der Axenstrang über das vordere Ende der Primitivrinne hinaus sich verlängere. Hier löse sich dann der Axenstrang vom oberen Keimblatte und folge dem unteren Blatte, in dessen verdickten mittleren Theil er übergehe.

Wiederum anders fasst Waldeyer die Verhältnisse auf, indem nach ihm der Axenstrang sich nicht über das vordere Ende der Primitivrinne hinaus verlängert, vielmehr bereits gleichzeitig mit dem Primitivstreifen, obgleich im optischen Flächenbilde nicht hervortretend, auch im vorderen Bereiche der Keimzone angelegt ist. Deutlich wird der Axenstrang in Form des geschilderten Streifens hier

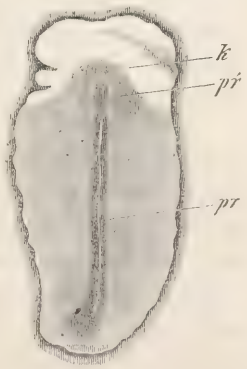


Fig. 69.

Fig. 69. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Hühnerembryo vom Ende des ersten Tages. Vergr. 17mal. *pr* Primitivstreifen; *pr'* Kopffortsatz desselben; *k* seitliche Theile der Kopfanlage oder Parietalzone des Kopfes.

erst dann, sobald eine besondere Anhäufung und Gruppirung der Zellen eintritt und ist dieser Streifen nach Waldeyer der Kopftheil der Chorda.

Nach Götte's Schilderung endlich geht der Primitivstreifen, und zwar der tiefere Theil desselben, den Götte Axenstrang nennt und als einen vom Ectoderma stets gut geschiedenen Theil ansieht, vorn in eine kaum merkliche axiale Verdickung des Keims über, von der er vermuthet, dass sie im Flächenbilde als ein leicht markirter Streifen erscheinen müsse. Im Querschnitte ergibt sich diese Fortsetzung des Axenstranges als eine mässig verdickte Stelle (Nr. 108 Figg. 11, 12), die noch eine Strecke weit vor dem Primitivstreifen sich nachweisen lässt und dann ganz vorn sich verliert. Auch Götte lässt den Axenstrang zur Chorda sich gestalten, hat jedoch auf die Frage keine Antwort, wie viel von der Embryonalanlage auf Rechnung des vor dem Primitivstreifen gelegenen Streifens komme.

Nach meinen Erfahrungen erscheint, wie man weiss, der Primitivstreifen in einem ganz anderen Lichte als bei den bisherigen Autoren und ist daher auch seine vordere Verlängerung, die ich Kopffortsatz des Primitivstreifens nannte, anders aufzufassen, als es bisher geschehen ist. Für mich ist dieser Fortsatz ebenso ein Erzeugniss des Primitivstreifens wie das ganze Mesoderma, doch tritt derselbe insofern in eine andere Stellung, als der Primitivstreifen an seinem Kopfende nicht einfach ein überall gleich dünnes Blatt ansetzt, sondern in seiner Verlängerung einen dickeren Streifen bildet, der recht eigentlich den Namen Axenstreifen verdienen würde. Götte's oben erwähnte Abbildungen dieses Streifens auf Querschnitten sind vollkommen richtig und ist dieses Verhalten gewiss um so auffallender, als am hinteren Ende des Primitivstreifens nichts ähnliches sich findet und das hier angebildete Mesoderma keinerlei axiale Differenzirung zeigt.

Dass aus dem Kopffortsatze des Primitivstreifens und den ihn umgebenden Theilen des Blastoderma ein Theil des Kopfes des Embryo hervorgeht, halte ich für unzweifelhaft und ist es mir sogar wahrscheinlich, dass der ganze Kopf aus dieser Anlage entsteht. Doch will es mir für einmal unmöglich erscheinen, in letzterer Beziehung eine ganz bestimmte Entscheidung zu geben, so wichtig es auch wäre, wenn sich nachweisen liesse, dass vom Leibe des Vogels in erster Linie nur der Rumpf sich anlegt, aus welchem dann in zweiter Linie der Kopf hervorsprosst.

Nach dem Bemerkten würde somit mindestens ein erheblicher Theil des Kopfes nicht unmittelbar auf Rechnung des Primitivstreifens sich bilden, sondern nur in secundärer Weise mit demselben genetisch zusammenhängen. Anders beim Rumpfe, denn hier ist es wohl unzweifel-

haft, dass der Primitivstreifen zur Darstellung der bleibenden Gebilde aufgezehrt wird, in welcher Hinsicht alle neueren Untersucher mit Ausnahme von Dursy einverstanden sind. Doch ist auch in dieser Beziehung noch lange nicht alles klar und erwächst namentlich dadurch eine gewisse Unsicherheit, dass das zuerst sich differenzirende Urwirbelpaar nicht dem ersten Halswirbel entspricht. Man sollte nämlich denken, dass, wenn der Primitivstreifen zum Rumpfe und der vor demselben gelegene Theil zum Kopfe sich gestaltet, der an jenem zuerst deutlich werdende Theil die oberste Halsgegend sein müsste. Ist dem nicht so, so entsteht der Verdacht, es könnte auch noch der oberste Halstheil auf Rechnung der Kopfanlage kommen, eine Möglichkeit, in Betreff welcher ebenfalls vorläufig keine sichere Entscheidung zu geben ist.

Wir gehen nun zu den Umgestaltungen des Primitivstreifens selbst über und kann ich mich hier kurz fassen, da die hierauf bezüglichen Querschnitte schon im vorigen § beschrieben wurden. Die allgemeine Frage anlangend, ob der Primitivstreifen selbst wirklich zur Embryonalanlage verwendet wurde, löst sich wie mir scheint von selbst, wenn man weiss, 1) dass derselbe von einem Theile der Stammzone umgeben wird, der später nachweisbar in Urwirbel zerfällt, wie dies selbst Dursy in vielen seiner Figuren (Taf. I, Figg. 6—9; Taf. II, Figg. 1, 2, 3) dargestellt hat, und 2) dass der Streifen auch im Zusammenhange mit diesem Zerfallen der Stammzone stets kürzer wird.

Die Art und Weise der Umgestaltung des Primitivstreifens hat, wie wir oben schon sahen, zuerst Götte richtig geschildert und habe ich bei meinen Untersuchungen z. Th. genau dieselben Bilder erhalten, wie dieser Autor, abgesehen von dem Einen wichtigen Puncte, dass ich am Primitivstreifen eine Verschmelzung von Ectoderma und Mesoderma annehme, welche Götte mit Unrecht läugnet. Von meinem Standpuncte aus sind die Umwandlungen des Primitivstreifens wesentlich folgende: Erstens trennen sich in demselben Ectoderma und Mesoderma und treten so auch in den primitiven axialen Theilen der Embryonalanlage drei selbständige Keimblätter auf. Zweitens erheben sich die Ränder der Stammzone zu den Rückenwülsten, während deren Mitte die Rückenfurche darstellt. Drittens endlich differenzirt sich das mittlere Keimblatt im Bereiche der Stammzone zur Chorda und den Urwirbelplatten, welche letzteren dann später auch noch in die Urwirbel zerfallen. Das Material, aus dem die Chorda hervorgeht, ist, wie die Vergleichung der Querschnitte lehrt, der tiefere Theil des ursprünglichen Primitivstreifens, doch dient dieser offenbar auch noch zur Bildung des medialen Theiles der Urwirbelplatten. Da jedoch, wie wir wissen, das ganze Mesoderma von dem Primitivstreifen aus sich bildet, so ist auf

diese Verhältnisse kein grösseres Gewicht zu legen. Was die Medullarplatte oder die Auskleidung der Rückenfurche von Seiten des Ectoderma anlangt, so schliesst dieselbe natürlich mehr Zellen in sich, als ursprünglich am Primitivstreifen sich betheiligten und ist somit auch die Rückenfurche nicht einfach eine Fortsetzung der Primitivrinne. Die von Götte beschriebene Asymmetrie im Verhältnisse des Primitivstreifens zur Rückenfurche kann auch ich für viele Fälle bestätigen, doch finde ich dieselbe nicht ausnahmslos und besitze ich mehrere Keimhäute, an denen die Mitte der Primitivrinne in die Mitte der Rückenfurche ausläuft. Wo die Asymmetrie vorhanden ist, sah auch ich die rechte Primitivfalte so gelagert, dass sie wie in den Grund der Rückenfurche sich verlängerte und somit der rechte Medullarwulst rechts vom Primitivstreifen verlief und die Rinne auf den linken Abhang der Furche zulief Fig. 60).

§ 13.

Weitere Umbildungen des Hühnerembryo bis zum Auftreten der Leibeskrümmungen.

Wir verliessen den Hühnerembryo auf der durch die Fig. 44 S. 116 wiedergegebenen Stufe und gehen nun zur Besprechung der wei-

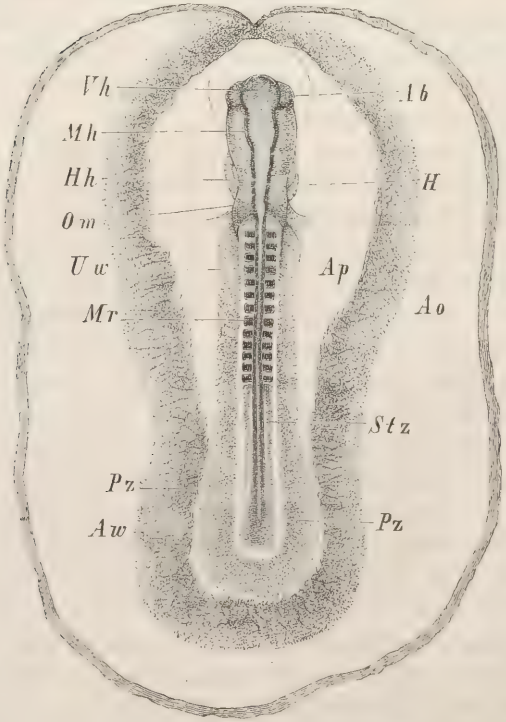


Fig. 70.

Fig. 70. Embryo des Huhnes vom Ende des 2. Tages von 4,27 mm Länge mit beiden Fruchthöfen, deren Gefässanlagen nicht dargestellt sind, etwas über 15mal vergr. *Ao Area vasculosa*; *Ap Area pellucida*; *Vh* Vorderhirn; *Mh* Mittelhirn; *Hh* Hinterhirn; *Ab* Augenblasen; *H* Herz; *Om Vena omphalo-mesenterica*; *Uw* Urwirbel; *Mr* Medullarrohr; *Stz* Stammzone; *Pz* Parietalzone; *Aw* Axenwulst.

teren Stufen, indem wir die Figg. 70, 71, 72, 73 als Grundlage nehmen.

Werfen wir zuerst einen Blick auf den Embryo als Ganzes, so finden wir, dass derselbe anfangs an Gesammtlänge kaum merklich zunimmt, dagegen in den Verhältnissen der einzelnen Abtheilungen seines Leibes zu einander wesentliche Veränderungen erleidet. Vor allem springt die Verlängerung der mittleren Zone mit den Urwirbeln in die Augen, mit der eine Verkürzung des hinteren Leibesendes und des Primitivstreifens Hand in Hand geht, so dass bei dem Embryo mit 13 Urwirbeln (Fig. 70)

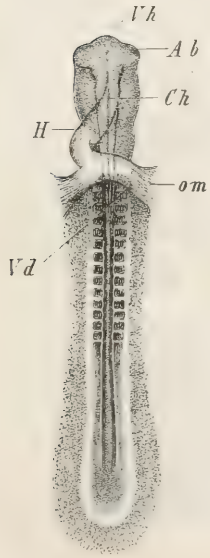


Fig. 71.

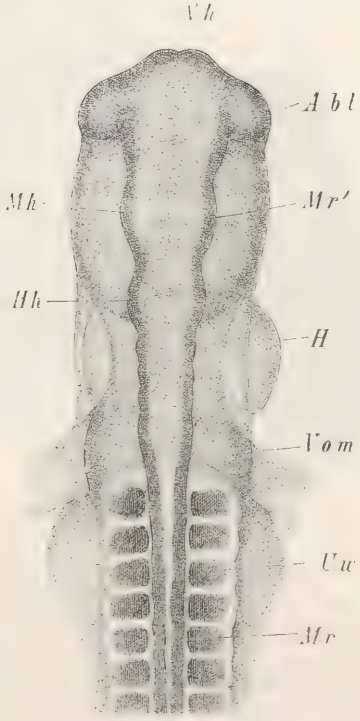


Fig. 72.

von einem Primitivstreifen nur noch eine schwache Andeutung zu sehen war. Am Kopfe tritt ebenfalls eine Verlängerung ein, doch macht sich dieselbe weniger bemerklich, weil dieser Theil bald nach der Bauch-

Fig. 71. Embryo der Fig. 70 von der Bauchseite. Buchstaben wie dort. *Ch* Chorda; *om Vena omphalo-mesenterica.*

Fig. 72. Vorderer Theil des Embryo der Fig. 70 vom Rücken her. 40mal vergr. Buchstaben wie in Fig. 70. *Mr'* Wand der 2. Hirnblase.

seite sich zu krümmen beginnt und somit in der Ansicht von oben nicht in seiner vollen Länge zu Tage tritt.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen hebt sich der ganze Embryo schärfer von der Area pellucida ab, begrenzt sich deutlicher in seiner Stammzone und Parietalzone und wird nicht nur relativ, sondern selbst absolut schmäler.

Einzelnheiten anlangend, so fallen in der Rückenansicht besonders die Veränderungen am Medullarrohre auf. Während wir dasselbe im

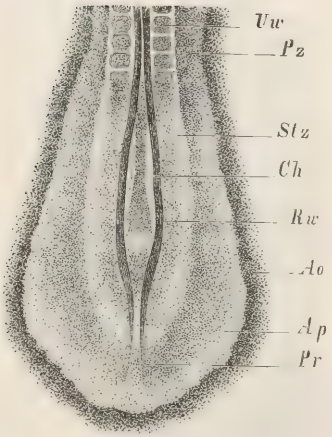


Fig. 73.

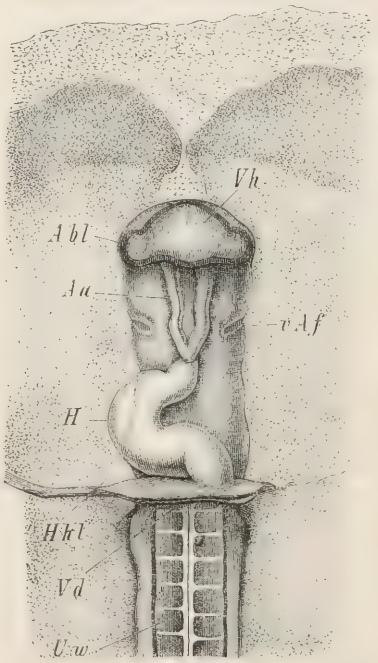


Fig. 74.

früheren Stadium (Fig. 44) selbst vorn noch nicht ganz zu und hinten von den vorderen Urwirbeln an noch offen und hinter denselben im Zustande einer breiten seichten Rinne verliessen, so finden wir nun, dass

Fig. 73. Hinteres Ende eines Embryo mit 12 Urwirbeln von der Rückseite. 21mal vergr. *Uw* Urwirbel; *St* Stammzone; *Pz* Parietalzone; *Ch* Chorda; *Rw* Rückenwülste mit weit offener Rückenfurche; *Ao Area vasculosa*; *Ap Area pellucida* sehr schmal; *Pr* letzter Rest des Primitivstreifens.

Fig. 74. Vorderer Theil eines Embryo von 4,55 mm Länge von unten. *H* Herz; *Aa Arcus aortae*; *Hhl* Halshöhle, *Vd* vordere Darmpforte; *Uw* Urwirbel; *Abl* Augenblasen; *Vh* Vorderhirn; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte, welche Falte übrigens bis zur Mittellinie sich erstreckt.

dieses Organ vorn bald ganz verwächst und langsam auch am hinteren Ende sich schliesst. Embryonen mit acht bis neun bis zwölf Urwirbeln zeigen das Medullarrohr nur noch hinter den Urwirbeln offen (Fig. 73)

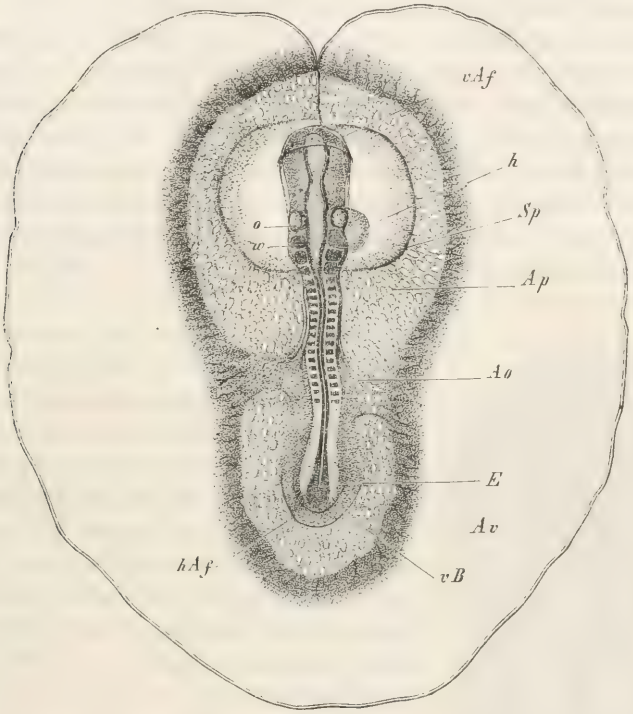


Fig. 75.

und bei solchen mit 13 Urwirbeln ist dasselbe ganz und gar oder nahezu ganz geschlossen (Fig. 70). Im Zusammenhange hiermit verliert auch die Stammzone am hinteren Ende ihre lanzettförmige Gestalt und zu-

Fig. 75. Embryo vom Ende des 2. Tages mit 17 Urwirbeln, der *Area pellucida* und der *Area vasculosa* mit der Randvene, etwa $6^1/_2$mal vergr. Länge des Embryo 5,61 mm, Durchmesser der *Area vasculosa* 9,5 mm. Die Gefässe waren überall gut entwickelt, sind jedoch nur in der *Area pellucida* dargestellt. *v Af* vordere Amnionfalte, den Kopf schon etwas bedeckend (Kopfscheide); *Ap Area pellucida*; *Sp* Spaltungslücke im mittleren Keimblatte, die z. Th. Halshöhle ist und das Herz enthält, z. Th. Spalte zwischen der Amnionfalte und der Wand des späteren Dottersackes; *Ao Arteriae omphalo-mesentericae*; *o* Ohrgrübchen; *w* wirbelähnliche Masse dicht hinter demselben; *h* Herz; *h Af* hintere Amnionfalte, *v B* Anlage der vorderen Bauchwand am hinteren Leibesende oder hinterer Umschlagsrand; *E* Endwulst der Axengebilde, in dem noch das Medullarrohr z. Th. sichtbar ist.

gleich schwindet der Primitivstreifen immer mehr, bis am Ende nur noch ein kurzer Rest desselben sich erkennen lässt (Fig. 73).

Vorderhirn.

Am vorderen Theile des Medullarrohrs oder dem Vorderhirn treten in dieser Zeit als wichtigste Veränderung zwei Auswüchse an der unteren Seite auf (Figg. 70, 71, 72, 73 *Ab*, *Ab'*), welche nichts anderes sind als die ersten Anlagen des nervösen Apparates der Augen oder die sogenannten primitiven Augenblasen. Dieselben sind wie das ganze Medullarrohr nur vom Hornblatte bedeckt und stellen anfangs einfache Ausbuchtungen der 1. Hirnblase mit weiter Höhle und weiter Verbindungsöffnung mit dieser Blase dar. Nach und nach aber schnüren sich dieselben vom Vorderhirne ab und erhalten wie einen Stiel, während sie zugleich mehr an die untere Seite ihrer Hirnblase rücken, welcher Zustand jedoch erst im nächsten Stadium weiter sich ausbildet.

Primitive Augenblasen.

Mittelhirn und Hinterhirn.

Vom Mittelhirn (*Mh*) und Hinterhirn (*Hh*) ist nichts zu sagen, als dass dieselben schärfer sich ausprägen und bestimmter von einander sich scheiden. Am Hinterhirne, welches den längeren Abschnitt darstellt, zeigen sich um diese Zeit nicht selten wellenförmige Begrenzungen (Fig. 72), welche dasselbe in eine grössere Zahl (bis zu 5 u. 6) Unterabtheilungen sondern, ein Verhalten, von dem sich vorläufig nicht entscheiden lässt, ob seine Bedeutung eine tiefere ist.

Fig. 76.

Am Schlusse dieser Periode bei Embryonen mit 15—17 Urwirbeln erscheinen neben dem Hinterhirn die ersten Spuren der Gehörorgane in Gestalt der primitiven Gehörgruben (Figg. 75, 76 *o*). Verschieden von dem, was man beim Auge findet, entwickelt sich dieses Sinnesorgan in seiner ersten Anlage vom Hornblatte aus und besteht dieselbe in einer hohlen Wucherung oder Einstülpung des genannten Blattes nach innen gegen die Seitentheile des Hinterhirnes zu. In der Gegend dieser

Primitive Gehörgruben.

Fig. 76. Das vordere Leibesende des Embryo der Fig. 75 etwa 40mal vergr. Buchstaben wie vorhin; *uw* erster Urwirbel; *m* Mittelhirn; *n* Nervenanlage vor dem Gehörbläschen (Facialis?); *n'* Nervenanlage dahinter (Glossopharyngeus?).

Wucherung ist das Hornblatt auffallend (um das doppelte und dreifache) verdickt und erreicht dieselbe bald die Aussenwand des Hinterhirnes, ohne jedoch, wenigstens vorläufig, mit derselben sich zu verbinden. Diese Gehörgruben schnüren sich später vom Hornblatte ab und werden zu den primitiven Gehörblasen, welche, wie die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts ergeben haben, als die Vorläufer aller epithelialen Bildungen des Gehörlabyrinthes anzusehen sind.

Primitive Gehörblasen.

Der mittlere Theil der Embryonalanlagen dieser Zeit bietet wenig Besonderes dar. Wie schon bemerkt, schliesst sich hier das Medullarrohr bald und ist nur zu erwähnen, dass seine Begrenzung häufig eine derart wellenförmige ist (Fig. 72), dass jedem Urwirbelpaare eine schwache Einschnürung entspricht. Die Urwirbel vermehren sich langsam auf 16—17, indem die Urwirbelplatten, die jetzt sehr deutlich neben dem Medullarrohre zur Erscheinung kommen (Fig. 70 bei *Stz*), von vorn nach hinten sich gliedern. Ob auch vor dem ersten Urwirbel der früheren Zeiten noch Urwirbel sich bilden, ist schwer zu sagen, doch ist auffallend, dass in dem Stadium, in dem die Gehörgruben auftreten, Urwirbelzeichnungen bis zur Gehörgrube heran sichtbar werden, wie dies schon Erdl zeichnet (Tab. IX). Und zwar liegen um diese Zeit zwei, Urwirbeln ähnliche dichtere Massen jederseits neben dem Hinterhirne und dem Anfange des engeren Theiles des Medullarrohres (Figg. 75, 76), deren Deutung später versucht werden soll. Hier bemerke ich nur so viel, dass die erste dieser dichteren Massen (Fig. 76 *n'*) mit dem übereinzustimmen scheint, was His (S. 108) als vereinigte Anlage der Ganglien des Glossopharyngeus und Vagus bezeichnet.

Urwirbel.

Das hintere Ende von Embryonalanlagen der geschilderten Stadien (Figg. 70, 73) zeigt in der Mitte das mehr weniger geschlossene Medullarrohr, zu beiden Seiten desselben im Bereiche der Stammzone die Urwirbelplatten und nach aussen an diesen die immer schärfer sich begrenzende Parietalzone. Eigenthümlich ist an älteren Embryonen mit nahezu oder ganz geschlossenem Medullarrohre das hinterste Ende der Stammzone, indem hier das Medullarrohr allmälig kolbig sich verdickt und dann mit den Urwirbelplatten in Eine Masse verschmilzt, an welcher der letzte Rest des Primitivstreifens ansitzt (Figg. 70, 75). Querschnitte geben über die hier obwaltenden Verhältnisse bestimmten Aufschluss und werde ich weiter unten an der Hand solcher die Bildung dieses »Endwulstes« oder Axenwulstes näher besprechen.

Endwulst oder Axenwulst.

Die Bauchfläche von Embryonalanlagen, wie sie die Figg. 71 und 74 darstellen, zeigt als besondere Eigenthümlichkeiten eine zunehmende Entwicklung der Höhle des Vorderdarms und dann das Herz (Figg. 71, 74). Erstere anlangend, so bildet sich dieselbe allmälig so

Vorderdarm.

Vordere Darmpforte.

weit aus, dass ihr Eingang oder die vordere Darmpforte bis an den ersten Urwirbel reicht (Fig. 71) und denselben sogar etwas überschreitet (Fig. 74). Die Verlängerung dieser Höhle kommt dadurch zu Stande, dass die Ränder der vorderen Darmpforte von vorn und von den Seiten her allmälig nach hinten und gegen die Mittellinie des Bauches verwachsen, so dass gewissermassen die vordere Darmpforte bei wesentlich gleichbleibender Gestalt immer weiter nach hinten geschoben wird. Der Theil der Parietalzone, der so an der Bildung einer seitlichen und vorderen Leibeswand sich betheiligt, kann mit dem Namen der unteren Verbindungshaut, *Membrana reuniens inferior*, bezeichnet werden und zähle ich zu dieser auch den Umschlagsrand am vordersten Kopfende, mit dessen Bildung, wie wir früher sahen (Fig. 42), diese Vorgänge sich einleiten.

Untere Verbindungshaut.

Herz.

Das Herz, das wir als gerades in der sagittalen Medianebene des Körpers liegendes Organ verliessen, das hinten die beiden *Venae omphalomesentericae* aufnimmt und vorn zwei *Arcus aortae* abgibt, verändert sich sehr bald so, wie die Figg. 71 und 74 ergeben. Zuerst krümmt sich dasselbe mit seinem mittleren Theile nach rechts und vorn (Fig. 71) und nimmt dann eine entschieden Sförmige Biegung an, wie die Fig. 74 lehrt. An einem solchen Herzen ist das Venenende oder der Vorläufer der Atrien nach hinten gewendet und nach oben convex. Dann folgt, durch eine leichte Einschnürung (*Canalis auricularis*, Ohrcanal der Aelteren) geschieden, der Kammertheil mit starker Wölbung nach rechts und nach vorn, welcher endlich mit einem nach links und oben gewendeten Theile, dem *Bulbus aortae* abschliesst, der wiederum durch eine verengte Stelle (*Fretum Halleri*) von der Kammer getrennt ist und vorn die beiden primitiven Aorten abgibt.

Vorhof.

Kammer.

Bulbus aortae.

Lage des Herzens.

Die Lage des Herzens ist eine sehr eigene und wird erst später unter Zuhülfenahme von Querschnitten genauer geschildert werden können. Ich bemerke daher hier nur so viel, dass dasselbe in einer Spaltungslücke des Mesoderma der vorderen Leibeswand gelegen ist und anfänglich in seiner ganzen Länge mit der Wand des Vorderdarms zusammenhängt. Diese Höhle (die Herzhöhle oder Halshöhle der Autoren, Parietalhöhle His) entwickelt sich gleich anfangs nach den Seiten über den Bereich des embryonalen Körpers in den hellen Fruchthof hinein und gewinnt auch nach vorn zu immer mehr an Ausdehnung, so dass sie bei einem Embryo, wie bei dem in Fig. 74 abgebildeten, fast den ganzen Kopf seitlich begrenzt und nach hinten selbst noch etwas über die Grenzen desselben hinaus reicht.

Halshöhle.

Parietalhöhle.

§ 14.

Untersuchung der im vorigen § betrachteten Embryonen auf Schnitten.

A. Der Kopf.

Kopf.

Wie im § 10 dargethan wurde, entwickelt sich der Kopf aus dem vorderen Theile der Stammzone und Parietalzone der Embryonalanlage. Das Ectoderma der Stammzone liefert die Anlage des Gehirns und geht wie am Halse und Rücken aus der Form einer Halbrinne (Figg. 77, 78) in die eines geschlossenen Rohres über (Fig. 79), während das Mesoderma dieser Gegend eine äussere Umhüllung für das Medullarrohr bildet, z. Th. ohne in Chorda und Urwirbelplatten zu zerfallen (Fig. 77, 78), z. Th. unter Differenzirung in diese Theile (Fig. 79).

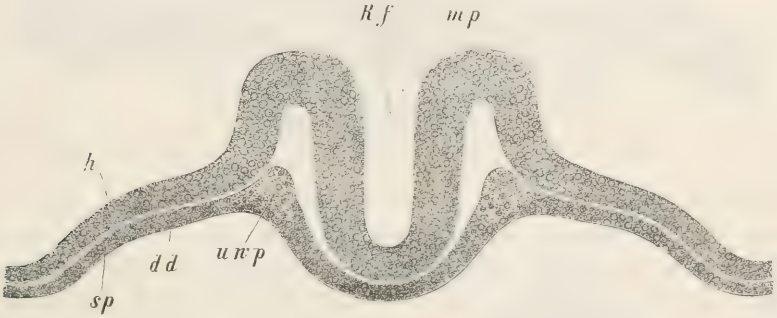


Fig. 77.

Die Parietalzone der Kopfgegend wird zur Bildung einer seitlichen und vorderen Leibeswand verwendet, und zeigt der Kopf, nachdem dieser Vorgang einigermassen vorgeschritten ist, zwei im Bau sehr verschiedene Abschnitte. Der vordere Theil (Fig. 78, 79) enthält den vordersten Theil des Darmcanales oder den Schlund, ausgekleidet vom Entoderma oder dem späteren Darmepithel und begrenzt vom mittleren Keimblatte, welches nur vorn eine besondere Faserwand des Schlundes, die Schlundplatte, darstellt, hinten dagegen eine zusammenhängende

Schlund.

Schlundplatte.

Fig. 77. Querschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryo von 24 Stunden mit Rückenfurche und Primitivstreifen ohne Urwirbel 135mal vergr. *Rf* Rückenfurche; *mp* Medullarplatte, eine tiefe Rinne, die Anlage des Gehirnes bildend; *h* Hornblatt; *uwp* mittleres Keimblatt oder Urwirbelplatten (Kopfplatten) des Kopfes, eine unter dem Medullarrohre gelegene Platte bildend, und seitlich in die Seitenplatten *sp* übergehend; *dd* Darmdrüsenblatt.

Lage bildet, die die Anlage der Schädelbasis und der hinteren Schlundwand zu gleicher Zeit darstellt und auch in ihrem hinteren Theile die Chorda dorsalis zeigt, die anfänglich dem Schlundepithel anliegt. Dieser ganze vordere Abschnitt des Kopfes ist frei hervorragend oder, wie man sich

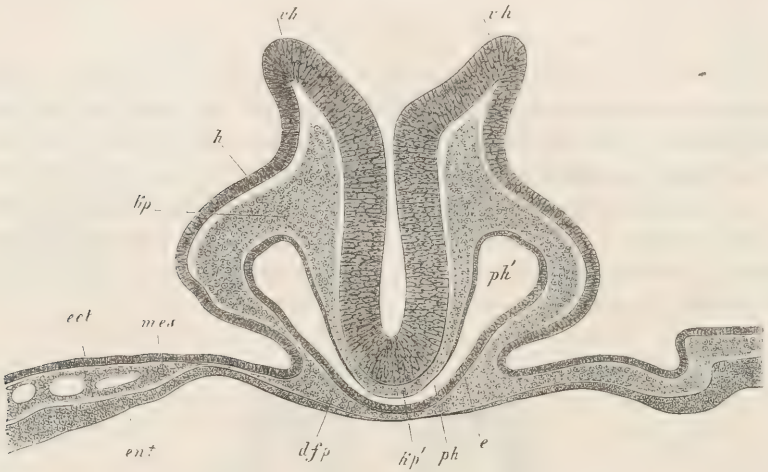


Fig. 78.

ausdrückt, abgeschnürt und je älter der Embryo ist, um so mehr von einer Falte des Blastoderma umgeben, die in der Mitte nur aus dem Ectoderma und Entoderma, seitlich aus allen drei Keimblättern des Blastoderma besteht und die noch vereinigte Kopfscheide und Kopfkappe darstellt, von der noch weiter die Rede sein wird.

Vorderdarm. Der hintere Abschnitt des Kopfes enthält einen Theil des Darmes, der im engeren Sinne Vorderdarm heissen kann und zeichnet sich vor Allem dadurch aus, dass er vor der Vorderwand des Darmes eine grosse, über den Bereich des Embryo hinausgehende Höhle enthält, die die Halshöhle heisst und das Herz umschliesst (Fig. 82), dessen Entwicklung im Folgenden des Näheren zu besprechen ist.

Fig. 78. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (Nr. XXb). Vergr. 100mal. *vh* Weit klaffende Ränder des Vorderhirns (offene Rückenfurche des Kopfes); *h* Hornblatt seitlich am Kopfe; *kp* mittleres Keimblatt oder Kopfplatten (Urwirbelplatten des Kopfes) seitlich am Medullarrohre; *kp'* dieselben unter dem Hirn an der Schädelbasis ohne Chorda; *ph* mittlerer spaltenförmiger Theil des Vorderdarmes (Pharynx); *ph'* seitlicher weiterer Theil; *dfp* vordere Schlundwand oder Darmfaserplatte des Schlundes (Schlundplatte); *e* Schlundepithel; *ect, mes, ent* die drei Keimblätter in der *Area opaca* neben dem Kopfe.

Ich beginne mit der Besprechung der Art und Weise, wie der hintere Theil des Kopfes seine seitliche und vordere Wand erhält und verweise zu dem Ende vor Allem auf die Fig. 81. Während ganz vorn am Kopfe die genannten Wandungen einfach durch einen Umschlag

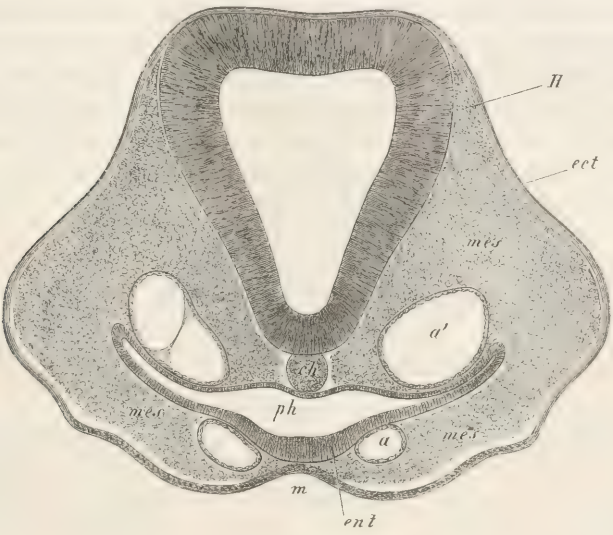


Fig. 79.

aller drei Keimblätter des vordersten Theiles der Embryonalanlage entstehen (Fig. 80), entwickeln sich dieselben mehr nach hinten, da wo später das Herz seine Lage hat, ganz in derselben Weise wie am Rumpfe dadurch, dass die Parietalzone der Kopfanlage von den Seiten nach der Mittellinie der Bauchfläche sich umbiegt. Hierbei spaltet sich das mittlere Keimblatt der Parietalzone oder die Seitenplatten

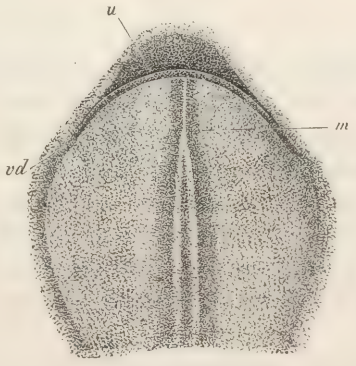


Fig. 80.

Fig. 79. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI (siehe Fig. 46 S. 117), 104mal vergr. Buchstaben wie bei Fig. 51 S. 123.

Fig. 80. Kopf des Embryo der Fig. 41 von der Bauchseite stärker vergrössert. *u* Umschlagsrand der vorderen Enden des Kopfes; *vd* vordere Darmpforte; *m* Medullarrohr in Bildung begriffen.

des Kopfes in zwei Blätter, eine Hautplatte und eine Darmfaserplatte, von denen die erstere mit dem Hornblatte, die letztere mit dem Entoderma sich vereint, und tritt zwischen diesen Blättern jederseits eine Höhlung auf, die Leibeshöhle des Kopfes oder die Halshöhle (Parietalhöhle, His), in welcher später das Herz seine Lage hat und die mit der Pleuro-peritonealhöhle am Rumpfe zusammenhängt. Das erste Stadium dieser Vorgänge zeigt die Fig. 81, in welcher die untere Wand des Vorderdarms, bestehend aus der Darmfaserplatte (*dfp*) und dem Entoderma *e'*, im Verschlusse begriffen ist, während die Leibeswände (*hp*, *h*) einfach abwärts geneigt sind, aber noch keine Neigung zum Verwachsen zeigen und zugleich durch eine grosse Spaltungslücke *pp* von der unteren Schlundwand geschieden sind.

Halshöhle.

Fig. 81.

Während der Darm zum Verschlusse kommt, und nachdem dies geschehen ist, tritt auch schon die erste Spur des Herzens in Gestalt zweier der Länge nach verlaufender Spaltungslücken auf, die zwischen den Darmfaserplatten des Vorderdarmes und dem Darmepithel entstehen, in welchen auch gleichzeitig mit ihrem Auftreten eine zarte Zellenauskleidung, das spätere Endothel des Herzens, sichtbar wird. Diese zwei Lücken sind anfangs ganz gesondert (ich verweise hier auf die weiter unten bei den Säugethieren gegebenen Abbildungen von der Entwick-

Fig. 81. Querschnitt durch den hinteren Theil des Kopfes eines Hühnerembryo vom 2. Tage (Osmiumpräparat bez. F. 9). Vergr. 113mal. *mn* Naht des Medullarrohres; *uw* Urwirbelplatten des Kopfes (Kopfplatten), dazwischen die Chorda; *h'* verdicktes Hornblatt da, wo später die Gehörgruben entstehen; *h* Hornblatt in der Parietalzone des Embryo; *e* Entoderma an der hinteren Schlundwand; *e'* dickeres Entoderma, das später zum Epithel der vorderen Schlundwand wird; *dfp* Darmfaserplatte der in Bildung begriffenen unteren Schlundwand oder Schlundplatte; *dfp'* Darmfaserplatte der späteren Vorderwand der Pleuro-peritonealhöhle (Halshöhle).

lung des Kaninchenherzens und stossen die Darmfaserplatten medianwärts an das Darmepithel, bevor sie sich umbiegen, um in den peripherischen Theil der Darmfaserplatte überzugehen, welcher nun mit dem vom Schlundepithel abgeschnürten Theile des Entoderma die vordere Wand der Leibeshöhle des Kopfes oder der Halshöhle bildet. Diese Umbiegungsstelle der Darmfaserplatten erscheint wie ein kurzes vorderes Gekröse des Vorderdarmes und tritt bald in dieselben Beziehungen zum Herzen, wesshalb dieselbe unteres Herzgekröse genannt wor- Unteres Herzgekröse.
den ist (Fig. 82 *uhg*).

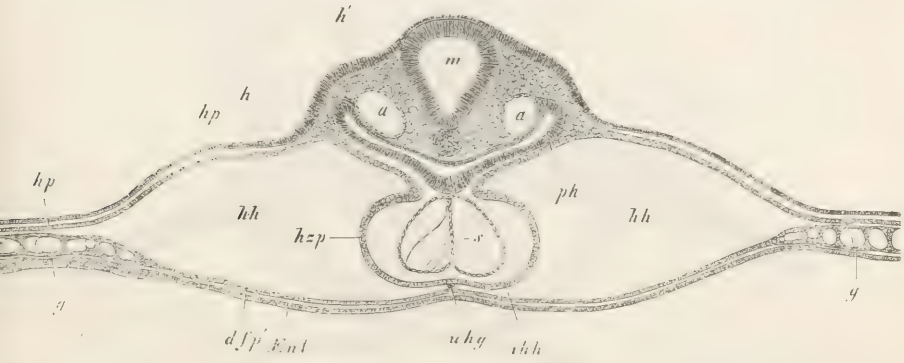


Fig. 82.

Die weitere Entwicklung des Herzens beruht nun darauf, dass die zwei Herzanlagen einander entgegen rücken und schliesslich mit einander verschmelzen, und zwar gilt dies sowohl von der endothelialen Auskleidung der Herzanlage, als von den diese umgebenden Theilen der Darmfaserplatten. So entsteht dann ein Zustand, wie ihn die Fig. 82 darstellt, der leicht auf den früheren zurückgeführt werden kann. Das Herz bildet jetzt einen im Querschnitte annähernd kreisförmigen Schlauch, an dessen äusserer, von den Schlundplatten abstammender Wand, der äusseren Herzwand oder der Herzplatte, die Bildung aus zwei Hälften Herzplatte.

Fig. 82. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden, ungefähr von demselben Alter wie der, dem die Figg. 46, 47, 48 und 49 entnommen wurden. Vergr. 61mal. *m Medulla oblongata*; *h* Hornblatt; *h'* verdickter Theil des Hornblattes in der Gegend, wo später die Gehörgruben entstehen; *a Aorta descendens*; *ph* Pharynx (Vorderdarm); *hp* Hautplatte; *hzp* Herzplatte (äussere Herzwand); *uhg* unteres Herzgekröse, übergehend in *dfp'* die Darmfaserplatte, die mit dem Entoderma *Ent* den vordern Theil der Wand der Halshöhle *hh* bildet. *ihh* Innere Herzhaut (Endothelialrohr) mit dem Septum *s*; *g* Gefässe der innersten Theile der *Area opaca*.

Innere Herzhaut. Septum cordis. Oberes Herzgekröse.

noch deutlich erkennbar ist, während das im Innern befindliche Endothelrohr oder die innere Herzhaut (*ihh*) diese Zusammensetzung noch viel bestimmter durch ein in der Mitte befindliches Septum (*s*) anzeigt. Das untere Herzgekröse (*uhg*) ist noch ganz deutlich, jedoch dünner und wie aus einer einzigen Lamelle gebildet. Zugleich erkennt man auch schon den Theil, der später oberes Herzgekröse genannt wird, in der ersten Bildung, in den einspringenden Falten, da wo die Herzplatten und die Schlundplatten sich verbinden. Diese Falten treten später einander bis zur Berührung entgegen und verdrängen das Endothelrohr von seiner Berührung mit dem Darmepithel, wodurch dann auch das

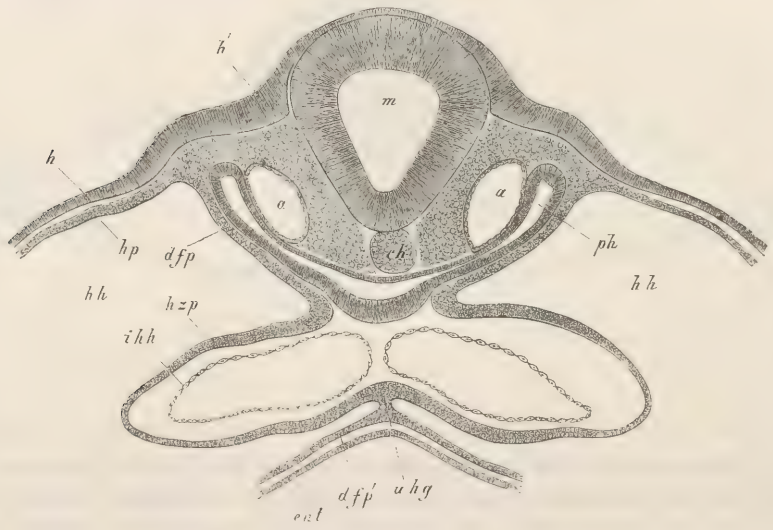


Fig. 83.

Herz eine grössere Selbständigkeit gewinnt, ein Vorgang, der in der Fig. 83 etwas weiter gediehen erscheint als in der Fig. 82.

Verfolgt man das Herz, nachdem seine beiden Hälften in Eine sich vereinigt haben, nach vorn und nach hinten, so findet man, dass dasselbe an beiden Seiten in zwei Canäle ausläuft, die dieselben Beziehungen zum Vorderdarme zeigen wie die zwei Herzanlagen. Es sind dies die beiden Aorten und die Venae omphalo-mesentericae, die das Blut zum Herzen leiten und von demselben abführen, sobald einmal der

Fig. 83. Querschnitt durch die Herzgegend des Hühnerembryo der Fig. 82 in der Gegend der Einmündung der *Venae omphalo-mesentericae*, etwa 95mal vergr. Buchstaben wie bei Fig. 82.

Kreislauf im Gange ist. In der Fig. 83, die vom nämlichen Embryo stammt, wie die Fig. 82, sind die zwei genannten Venen gerade an der Stelle dargestellt, wo sie in den äusseren Herzschlauch einmünden, und ergibt sich, dass ihre Verhältnisse im Wesentlichen dieselben sind wie

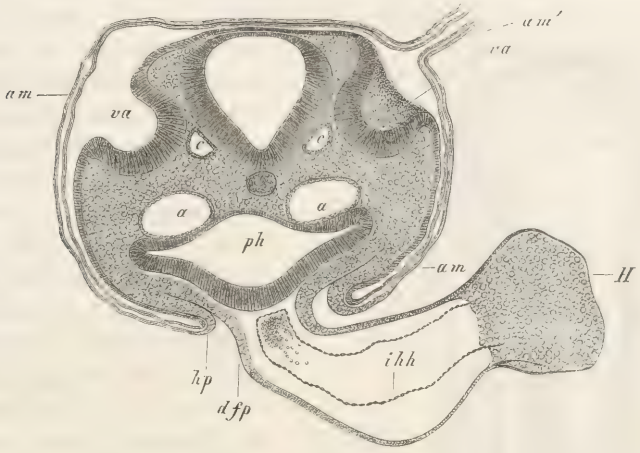


Fig. 84.

die des Herzens selbst, vor allem dass sie hier auch eine Umhüllung von der Darmfaserplatte haben, die ihnen im weiteren Verlaufe fehlt.

Von den späteren Zuständen des Herzens ist nur noch Einer in einem Querschnitte dargestellt (Fig. 84). Derselbe zeigt als Haupteigenthümlichkeit das untere Gekröse verschwunden, den Herzschlauch grösser und nach rechts gelagert und das obere Gekröse besser ausgebildet. Die Höhle, in der das Herz liegt, ist in dieser Figur nicht dargestellt, wohl aber zeigt dieselbe bei *hp* die Anfänge der Bildung der seitlichen Leibeswand in der Herzgegend, von welchen in den anderen Querschnitten keine Spur zu sehen ist. In diesem Stadium ist auch das Amnion bereits gebildet und zeigt die Figur auch die an der rechten Kopfseite liegende Amnionnaht.

Fig. 84. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal. *am* Amnion mit seinen zwei Lamellen; *am'* Amnionnaht, nicht ganz ausgezeichnet auf der rechten Seite des Kopfes gelegen; *va* Gehörgruben weit offen; *a Aorta descendens*; *c* Wurzel der *Vena cerebralis inferior*; *hp* Hautplatte der seitlichen Leibeswand in das Amnion übergehend; *ph* Pharynx; *dfp* Darmfaserplatte des Schlundes in die äussere Herzhaut übergehend und ein hinteres Herzgekröse darstellend; *H* Herz; *ihh* innere Herzhaut (Endothel). Die Wandungen der Halshöhle sind nicht dargestellt.

Ich erwähne nun noch, dass später auch das hintere Herzgekröse in der ganzen Länge des Herzens schwindet, so dass dieses mit Ausnahme des Venen- und Arterienendes frei in seiner Höhle liegt. Im Zusammenhange mit diesem Vergehen der beiden Herzgekröse wird auch der Hohlraum, der das Herz umgibt, welcher anfänglich doppelt ist, einfach, steht jedoch nach wie vor nach hinten mit beiden ursprünglichen Pleuro-peritonealhöhlen in Zusammenhang.

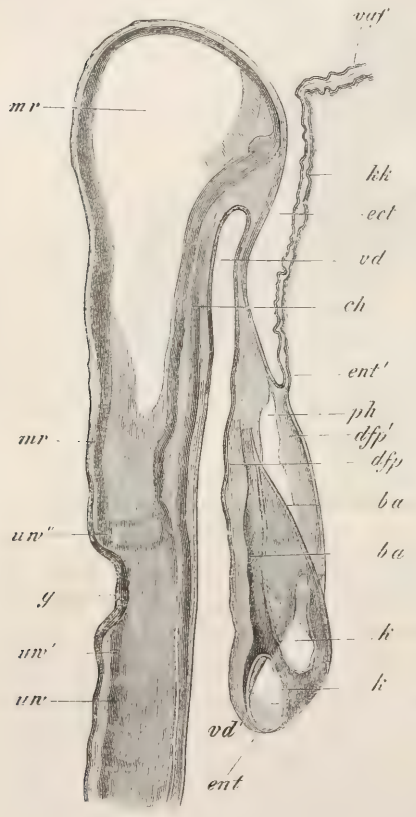


Fig. 85.

Zum vollen Verständnisse der Entwicklung des Herzens ist es unumgänglich nöthig, auch noch Längsschnitte ins Auge zu fassen, und gebe ich hier noch einen solchen von einem älteren Embryo (Fig. 85). In dieser Figur stellt *ph* die Spaltungslücke in der Wand des Vorderdarmes *vd* dar, welche das hier schon S förmig gebogene Herz enthält, an dem man das Endothelrohr und die von der Darmfaserplatte abstammende Faserwand oder die Herzplatte unterscheidet, welche jedoch nur an der vorderen Seite frei ist, gegen den Darm zu dagegen mit der Darmfaserplatte des Vorderdarmes *dfp* verbunden ist. Ebenso haftet das Herz am Venenende und vorn, wo die Aorta beginnt, an der Wand des Vorderdarmes. Die Platte, welche die Halshöhle von unten schliesst,

Fig. 85. Längschnitt durch den Kopftheil eines 38 Stunden alten Hühnerembryo neben der Mittellinie und z. Th. in derselben. Vergr. 69mal. *uw* erster Urwirbel; *uw'* Urwirbel ähnliches Segment hinter der Gehörgrube *g*; *uw''* Urwirbel ähnlicher Körper vor der Gehörgrube, der von einem Ganglion und zwei Nerven gebildet wird (G. Gasseri?); *ch* Chorda; *mr* Medullarrohr; *vd* vorderes Ende des Vorderdarms (Schlund); *vd'* vordere Darmpforte, Eingang in den eigentlichen Vorderdarm; *ent* Entoderma des Vorderdarmes, übergehend in *ent'* das Entoderma der Kopfkappe *kk*, an der hier keine Lage des mittleren Keimblattes vorhanden ist; *ect* Ectoderma am

ist die Herzkappe von Remak, welche aus zwei Schichten besteht, einmal aus einer Fortsetzung des Darmepithels *ent* und zweitens aus dem beim Verschlusse des Vorderdarmes abgeschnürten Theile der Darmfaserplatte *dfp'*. Von diesen beiden Schichten geht nur das Darmepithel bei *ent'* in eine Falte der tieferen Theile des Blastoderma über, welche den Kopf theilweise bedeckt und den Namen Kopfkappe (*kk*) erhalten hat und setzt sich überhaupt das mittlere Keimblatt am Kopfe, so weit derselbe abgeschnürt ist, nicht in das Blastoderma fort. Es besteht daher hier auch die Kopfscheide des Amnion *vaf* nur aus dem Entoderma. Diese Verhältnisse hat His zuerst richtig erkannt, wogegen Remak fälschlicher Weise sowohl der Kopfscheide als der Kopfkappe je Eine vom mittleren Keimblatte abstammende Lage zutheilt (siehe Nr. 9, Taf. III, Figg. 25 *B*, 27 *B*). Herzkappe.

Längsschnitte aus früheren Stadien zeigen wesentlich dieselben Verhältnisse, nur dass die Herzanlage und Parietalhöhle kürzer sind. Zum besseren Verständnisse der Fig. 85 ziehe man auch die Fig. 82 herbei.

B. Der Rumpf.

Als Ausgangspunct für die Schilderung des Rumpfes auf Querschnitten wähle ich einen Embryo vom Anfange des 3. Tages, der einen ganz geschlossenen Wirbelcanal und weit offene Gehörgruben besass und etwas älter war als der Embryo der Fig. 84. Dieser Embryo mit *m* bezeichnet, von etwas über 6 mm Länge, wurde von vorn nach hinten in 47 Schnitte zerlegt und gebe ich von diesen in den Figg. 86, 87, 88, 89 und 91 die am meisten bezeichnenden bei einer und derselben Vergrösserung.

Nehmen wir als Ausgangspunct die Fig. 86, so finden wir, dass dieser Querschnitt einem früher dargestellten Schnitte eines 2tägigen Embryo (Fig. 49) sehr ähnlich ist. Während jedoch dieser letztere aus der Gegend der vordersten Urwirbel stammt, haben wir es hier mit dem neuntletzten Schnitte der ganzen Serie zu thun, der hinter den letzten Urwirbeln aus der noch undifferenzirten sogenannten Lendengegend stammt und nur Urwirbelplatten zeigt. Ferner zeigt dieser Schnitt die letzten, engen und weit von einander abstehenden Enden der Aortae

Kopfe in *vAf* die vordere Amnionfalte übergehend, die nur aus dem Hornblatte besteht; *ph* Parietalhöhle (Halshöhle), die das Herz enthält; *ba* vordere und hintere Begrenzung des *Bulbus aortae*; *k* Herzkammer zweimal angeschnitten; *dfp* Darmfaserplatte des Vorderdarmes; *dfp'* Darmfaserplatte der vorderen (unteren) Wand der Parietalhöhle.

descendentes, während diese Gefässe in der Fig. 49 viel weiter sind und dichter beisammen stehen.

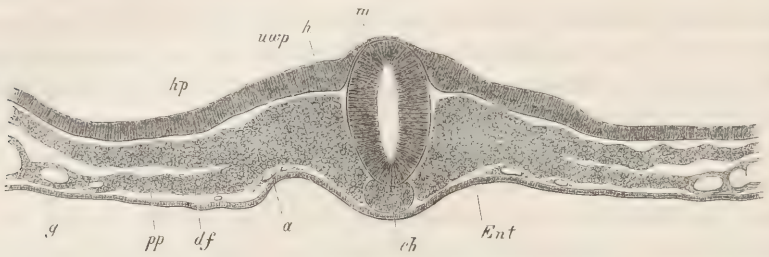


Fig. 86.

Geht man von dem Schnitte Nr. 38 der Fig. 86 nach vorn, so stösst man beim Schnitte 34 auf den letzten Urwirbel und zugleich auf den Wolff'schen Gang, von welchen der letztere bis zum Schnitte Nr. 12 sich erhält, während die Urwirbel bis zum Schnitte Nr. 8 nach vorn gehen. Aus der mittleren und hinteren Gegend des Rumpfes sind die Figg. 87 (Schnitt 24) und 88 (Schnitt 16). In Fig. 87 ist das Auf-

Wolff'scher Gang.

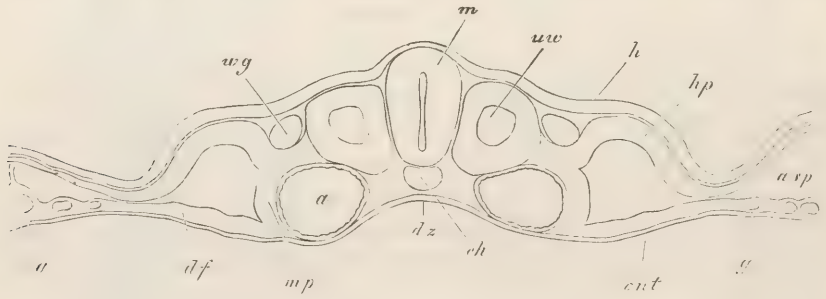


Fig. 87.

fallendste die gute Entwicklung der Pleuroperitonealhöhle und die Krümmung der Hautplatte sammt dem Hornblatte an der Rückenwand derselben, welche Theile die Vorläufer der seitlichen und vorderen Bauchwand darstellen. Doch liegt der Embryo als Ganzes aufgefasst immer

Fig. 86. Querschnitt durch die Gegend hinter den Urwirbeln von einem Hühnerembryo vom Anfang des 3. Tages (bez. m. 38). Vergr. 78mal. *m* Medullarrohr; *h* Hornblatt; *uwp* Urwirbelplatte; *hp* Hautplatte; *pp* Bauchhöhle; *df* Darmfaserplatte; *ch* Chorda; *Ent* Entoderma; *a Aorta descendens*; *g* Gefässe in der *Area pellucida*.

Fig. 87. Querschnitt durch einen hinteren Urwirbel des Embryo der Fig. 86 (bez. m. 24). Vergr. 78mal. Buchstaben wie dort. Ausserdem *uw* Urwirbel; *wg* Wolff'scher Gang; *dr* Darmrinne; *mp* Mittelplatte: *asp* Spalte, die mit der Bildung des Amnion zusammenhängt.

noch fast ganz flach in der Mitte des Blastoderma und zeigt nur in der Mitte eine leichte Einbiegung unterhalb der Chorda, die Anlage der Darmrinne. Darmrinne.

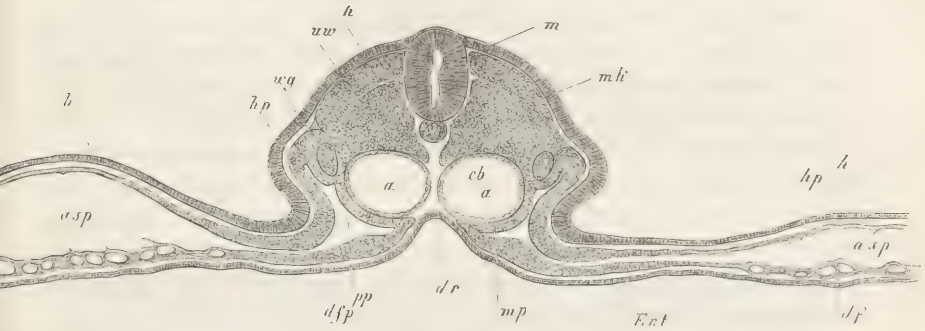


Fig. 88.

Im Uebrigen sind alle Theile sehr schön ausgeprägt und mache ich besonders aufmerksam auf das Vorkommen einer Höhle in den Urwirbeln, die später mit einer rundlichen Zellenmasse, dem Urwirbelkerne, sich ausfüllt, dann auf den Umstand, dass die Urwirbel seitlich wie mit der Vereinigungsstelle der Hautplatten und Darmfaserplatten oder den sogenannten Mittelplatten (*mp*) zusammenhängen, endlich auf die Grösse der Aorten. Diese Gefässe sind äusserst deutlich nur von Einer Haut gebildet, dem Endothelialrohre, und grenzen immer noch an das Darmdrüsenblatt, doch schiebt sich an ihrer unteren Seite die Mittelplatte mit einer dünnen Lage zwischen diese Theile hinein und trennt die Aorta wenigstens theilweise von dem Entoderma. Mittelplatten.

Fig. 88 gehört der vordersten Halsgegend an und stellt den 5. Schnitt dar, in welchem der Wolff'sche Gang sichtbar ist. In diesem Schnitte finden wir schon wesentlich andere Verhältnisse als weiter hinten und bei jüngeren Embryonen (Fig. 49). Der Embryo ist nun entschieden über die Ebene des Blastoderma erhoben oder hat sich, wie man gewöhnlich sich ausdrückt, von demselben abgeschnürt. Dies ist dadurch geschehen, dass die Hautplatten sich einander entgegengebogen und ventralwärts genähert haben. Dasselbe hat bei den unteren Theilen der Mittelplatten und den angrenzenden Theilen der Darmfaserplatten, wenn auch in geringerem Grade stattgefunden. Als Folgen dieser Vorgänge springen vor Allem die grössere Tiefe

Fig. 88. Querschnitt durch einen vorderen Urwirbel des Embryo der Figg. 86 und 87. (bez. m. 16). Buchstaben wie dort. *mk* Muskelplatte. Vergr. 76mal.

der Darmrinne (*dr*) und die geänderte Form und Weite der Pleuroperitonealhöhle in die Augen. Ausserdem hängt mit demselben zusammen das Fortrücken der Aorten gegen die Medianebene und die Verdrängung der Chorda vom Entoderma weg nach dem Rücken zu. Ob auch die auffallende Lageveränderung des Urnierenganges, seine Bewegung gegen die Ventralseite zu, mit dieser Abschnürung des Embryo zusammenhängt, ist eine andere Frage und wirken hier möglicherweise auch Verwachsungen zwischen den Urwirbeln und Hautplatten mit.

An den Urwirbeln erscheint in der Halsgegend als Neues der obere Theil von dem unteren grösseren Abschnitte durch eine Spalte abgesondert, welche ein Rest der früheren Urwirbelhöhle zu sein scheint. Muskelplatte. Der obere Theil ist die Muskelplatte von Remak, während der untere Eigentlicher Urwirbel. Abschnitt den eigentlichen Urwirbel darstellt, Theile, deren Bedeutung später besprochen werden wird.

Ich gedenke nun noch der hinteren Theile dieses Embryo. Die Urwirbelplatten und das Rückenmark erhalten sich vom 35. Schnitte an wesentlich in derselben Weise, wie die Fig. 86 sie darstellt, bis zum Schnitte 39. Im Schnitte 40 sind die Chorda und das Medullarrohr untrennbar verbunden, doch lassen sich beide diese Theile noch ganz gut erkennen und enthält auch das Medullarrohr noch deutlich eine Höhle, deren Wandungen jedoch uneben sind. Das äussere und innere

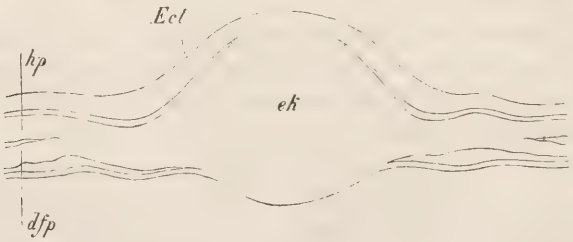


Fig. 89.

Keimblatt sind in dieser Gegend in der Mitte noch vorhanden und auch die Urwirbelplatten als besondere Gebilde erkennbar. Im Schnitte 41 stellen Mark und Chorda eine einzige Masse ohne Höhlung dar, mit der auch das Ectoderma in kleiner Ausdehnung verschmolzen ist, und die auch von den Urwirbelplatten nicht mehr deutlich und scharf geschieden

Fig. 89. Querschnitt durch den Endwulst des Embryo der Figg. 86—88. Vergrösserung 74mal. *ek* Endwulst, *Ect* Ectoderma; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte.

sich zeigt, wogegen das Entoderma noch eine besondere Schicht zu bilden scheint. Weiter folgt dann ein Schnitt 42, der das zeigt (Fig. 89), was ich früher Endwulst oder Axenwulst nannte, eine Bildung, die jedoch nicht immer so ausgeprägt ist wie in diesem Falle, wesshalb ich noch in der Fig. 90 von einem anderen Embryo ein Bild des gewöhnlichen Verhaltens gebe. An dem Endwulste der beiden Figuren liess sich auch bei starken Vergrösserungen das Entoderma nicht als besondere Lage erkennen, da dies jedoch bei den noch weiter nach hinten gelegenen Schnitten 45—47 der Fall war, die statt eines Endwulstes den letzten Rest des Primitiv- Endwulst.

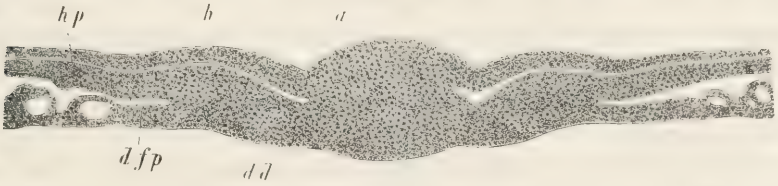


Fig. 90.

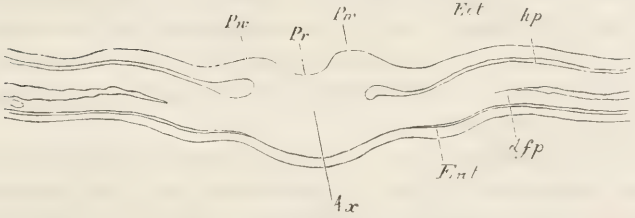


Fig. 91.

streifens mit der Primitivrinne zeigten (Fig. 91), so möchte ich glauben, dass auch in der Gegend des Endwulstes das Entoderma eine besondere Schicht bildet. Dieser Endwulst ist der Stelle bei jüngeren Embryonen zu vergleichen, die unmittelbar vor dem Primitivstreifen liegt, wo derselbe sich in besondere Lagen zu differenziren beginnt und stellt auch bei Embryonen wie den hier beschriebenen ein Bildungsmaterial dar,

Fig. 90. Querschnitt durch den Endwulst eines Hühnerembryo am Ende des 2. Tages. 71mal vergr. *a* Axenplatte oder Endwulst; *h* Hornblatt; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte; *dd* Darmdrüsenblatt.

Fig. 91. Querschnitt durch das hinterste Ende des Embryo der Figg. 87, 88, 89, 90. Vergr. 75mal. Buchstaben wie bei 89. *Pr* Primitivrinne; *Pw* Primitivfalten; *Ax* Axenplatte oder Primitivstreifen; *Ent* Entoderma.

das, wie wir später sehen werden, weiter wuchernd immer fort in Medullarrohr, Chorda und Urwirbelplatten sich sondert und bei der Bildung des Schwanzes eine wichtige Rolle spielt.

§ 13.

Verhalten des Blastoderma bei den im vorigen § geschilderten Embryonen. Bildung der ersten Gefässe.

Der helle Fruchthof, der Gefässhof und der Dotterhof verändern sich, abgesehen von ihrer Flächenausdehnung in der in den vorigen §§ geschilderten Zeit in der Gestalt und in ihren Beziehungen zu einander nicht wesentlich. Um so grösser sind die inneren in denselben auftretenden Umgestaltungen, welche zur Entstehung der ersten Blutgefässe führen.

Erster Kreislauf

Ich beginne mit der Schilderung eines Blastoderma mit eben angelegten ersten Gefässen, bei dem der erste Kreislauf in gutem Gange ist.

Am Ende des zweiten Tages trifft man Herz und Gefässe alle angelegt, das rothe Blut gebildet und den Kreislauf in regelmässigem Gange, so dass nun das Blastoderma ganz entschieden in Gefässhof und Dotterhof zerfällt, zu welchem ersteren auch die *Area pellucida* gezählt werden kann, indem dieselbe mit Ausnahme ihres vordersten Theiles auch Gefässe entwickelt.

Die ersten Gefässe liegen in einfacher Schicht im Gefässhofe und stellen ein weitmaschiges Netz weiter Röhren dar, das von den zwei *Arteriae omphalo-mesentericae* sein Blut erhält und dasselbe durch zwei *Venae omphalo-mesentericae* dem Herzen wieder zusendet. Die *Arteriae omphalo-mesentericae* sind starke Seitenäste der *Aortae descendentes*, die gegenüber den letzten Urwirbeln aus dem Embryo in den Fruchthof treten (Fig. 75) und schliesslich in eine Randvene, *Vena s. Sinus terminalis*, münden, die, den ganzen Gefässhof umkreisend, dem Kopfende des Embryo gegenüber jederseits dem Embryo sich zubiegt und entweder nur mit Einem Stamme, der *Vena vitellina anterior*, in die linke *Vena omphalo-mesenterica* übergeht oder mit zwei getrennten Stämmen in die beiden Venen dieses Namens sich ergiesst. Die Verästelungen der *Arteriae omphalo-mesentericae* sind so, dass dieselben mehr die mittlere und hintere Region des Gefässhofes einnehmen und hier zum Theil in ein weitmaschiges Netzwerk sich auflösen, z. Th. mit starken Aesten in die Randvene übergehen. Diese bezieht, abgesehen von diesen Aesten, hinten und seitlich überall eine Menge Wurzeln aus dem allgemeinen

Gefässnetze des Blastoderma und ausserdem sind die Randvene und die *Vena vitellina anterior* vorn auch unmittelbar durch zahlreiche weite Anastomosen verbunden, so dass der vordere Theil des Gefässhofes eigentlich nur Venen zeigt.

Durchaus gefässlos ist um diese Zeit einzig und allein eine kleine Stelle des Gefässhofes unmittelbar unter dem vordersten Kopfende und vor demselben zwischen den beiden *Venae vitellinae anteriores*, welche Stelle der Kopfscheide des Amnion anliegt.

Im Embryo entsendet das wie oben geschilderte Sförmig gebogene Herz aus seinem vorderen Ende zwei Aortenbogen, welche, um das vordere Ende des Darmes sich herumbiegend, in zwei *Aortae descendentes* übergehen, die zwischen Urwirbel, Seitenplatten und Entoderma verlaufen und im hinteren Ende des Embryo sich verlieren, während sie seitlich die schon besprochenen Aeste in den Fruchthof abgeben. Später tritt hinter den genannten Aortenbogen noch ein zweites und dann ein drittes Paar auf, welche letzteren, vom *Bulbus aortae* aus an den Seitenwänden des Vorderdarmes dahinziehend, in die *Aortae descendentes* sich einsenken. Feinere Gefässe finden sich zur Zeit der ersten Ausbildung der Gefässe im Embryo keine, doch treten dieselben schon sehr früh am Ende des zweiten und am Anfange des dritten Tages auf.

Die Blutbewegung in diesem ersten Systeme von Gefässen, welches Gefässsystem des Fruchthofes heisst, geht, da das Herz ein einfacher Canal ist, der hinten die Venen aufnimmt und vorn die Arterien entsendet, natürlich in der allereinfachsten Weise vor sich und zeigt nur insofern Abänderungen, als das Herz anfangs langsamer (40—60 mal) und später schneller (100—120 mal pulsirt. Die wichtigste physiologische Thatsache ist die, dass das Herz schon zu einer Zeit pulsirt, in welcher dasselbe noch keine Spur von Muskelfasern zeigt, sondern in seinen beiden Lagen noch ganz und gar aus einfachen Zellen besteht, eines der schlagendsten und auch seit langem verwertheten Beispiele einer Contractilität von Zellen.

Schon am dritten Tage bilden sich die oben beschriebenen Gefässe weiter aus und nehmen bald eine Gestaltung an, welche dann längere Zeit sich erhält. Solche Gefässhöfe sind schon oft beschrieben und abgebildet worden, doch ist kaum Eine der bisherigen Darstellungen in allen Beziehungen zutreffend. Dieselben zeichnen sich vor Allem dadurch aus, dass in ihnen da, wo die *Art. omphalo-mesentericae* sich verästeln, an vielen Stellen die Gefässe in zwei Schichten übereinander liegen in der Art, dass die Arterien die tiefere, dem Dotter zugewendete, die Venen die oberflächlichere Lage darstellen. Die Venen bestehen in dieser Zeit 1) aus einer *Vena terminalis*, die wie früher

den Gefässhof abschliesst, 2) aus Einer oder zwei vorderen Dottervenen, *Venae vitellinae anteriores*, die, wo nur Eine Vene da ist, in die linke *Vena omphalo-mesenterica* und sonst in beide dieser Venen einmünden, 3) aus einer hinteren linken Dottervene, *V. vitellina posterior*, die hinten aus dem *Sinus terminalis* entspringt und über der

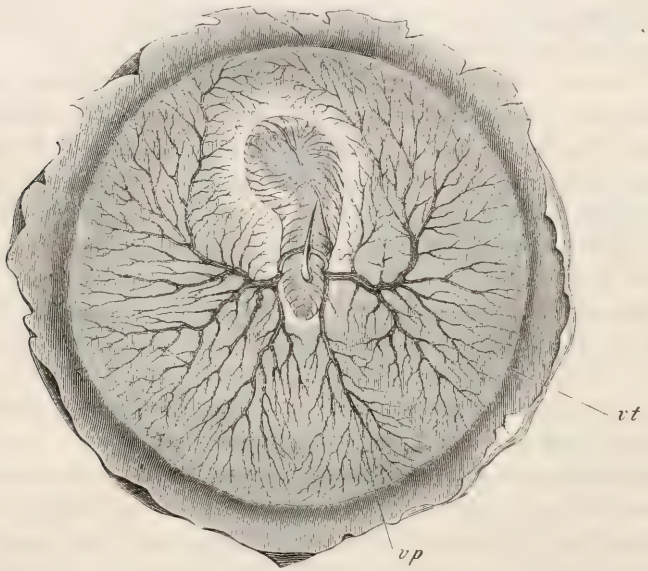


Fig. 92.

linken *Art. omphalo-mesenterica* nach vorn verlaufend in die linke *Vena omphalo-mesenterica* übergeht und 4) aus zwei *Venae vitellinae laterales*, die die Stämme der grossen Arterien begleiten. Links fliesst die genannte Vene mit der *V. vitellina posterior* zusammen, während dieselbe rechts mit der *V. vitellina anterior* oder, wenn diese fehlt, für sich allein den Stamm der *V. omphalo-mesenterica dextra* erzeugt. Mit Ausnahme der vorhin schon bezeichneten Stelle unter und

Fig. 92. Gefässhof eines Hühnerembryo von 3 Tagen, von der Bauchseite 4mal vergr. Der Embryo ist, von dieser Seite besehen, ganz von den tieferen Lagen des Blastoderma, dem Darmdrüsenblatte und der Darmfaserplatte bedeckt, welche um ihn sich herumschlagen und die sogenannten Leibeskappen bilden. Einzig und allein die Darmrinne ist in der Mitte des Embryo sichtbar und wie aus dieser heraus kommen die *Arter. omphalo-mesentericae*. Die Gefässverzweigungen im Gefässhofe sind nur übersichtlich dargestellt, so dass nicht alle Einzelnheiten erkennbar sind, vor Allem nicht die *Venae vitellinae laterales* und *Vena vitellina anterior*. *vt Vena terminalis; vp Vena vitellina posterior.*

vor dem Kopfe, genauer bezeichnet in der Kopfkappe (s. unten die Bedeutung dieses Wortes) besitzen alle Theile des Gefässhofes Gefässnetze, doch sind dieselben in der Kopfgegend in grossem Umfange und in der Schwanzgegend in einem kleineren Bezirke nur einschichtig, während die seitlichen Theile Arterien- und Venennetze zeigen, die jedoch gegen die Randvene zu in ein einziges Netz übergehen.

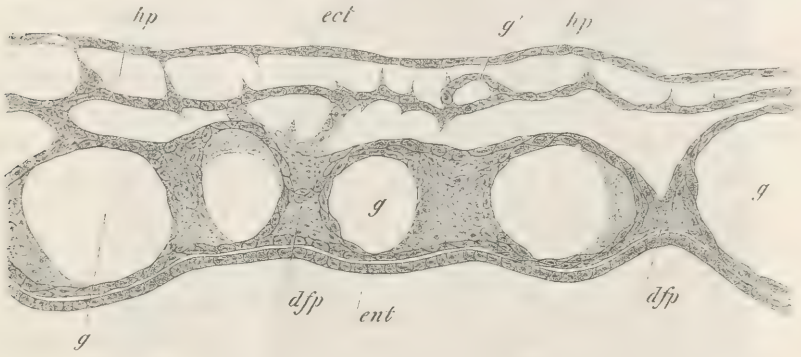


Fig 93.

Gehen wir nun zur Schilderung der Entstehung der ersten Gefässe und des Blutes über, so ist in erster Linie die Frage zu beantworten, in welcher Schicht und in welchem Theile des Blastoderma die genannten Theile sich entwickeln. Querschnitte und Flächenbilder junger Keimhäute geben in dieser Beziehung ganz genügende Auskunft und lehren, dass die erste Keimstätte der Gefässe einzig und allein die Area vasculosa und die angrenzenden Gegenden der seitlichen und hinteren Theile der Area pellucida sind. Die Schicht des Keimes ferner, in welcher die Blutcanäle sich bilden, ist das Mesoderma, und zwar ist es, so viel ich finde (Fig. 93), überall die tiefere Lage des Mesoderma, welche diese Rolle übernimmt oder die Schicht, welche im Bereiche des Embryo und der Area pellucida die Darmfaserplatte heisst. Die Gefässe bildende Lage ist jedoch am Rande der Area vasculosa so dick, dass es den Anschein hat, als ob das ganze Mesoderma bei diesen Vorgängen betheiligt sei, während weiter einwärts gegen den Embryo zu die betreffende Schicht immer dünner wird und endlich als Darmfaserplatte ganz von

Bildungsstätte der ersten Gefässe.

Fig. 93. Querschnitt eines Theiles des Blastoderma der *Area pellucida* eines Hühnerembryo von 1 Tag und 15 Stunden. Vergr. 350mal. *Ent* Entoderma; *dfp* Darmfaserplatte; *gg* Gefässe mit Endothel; *hp* Hautplatte; *g'* Gefäss in der Hautplatte; *Ect* Ectoderma.

Bildungsstätte des Blutes.

der oberen Lage sich sondert. Was endlich die erste Blutbildung betrifft, so fällt diese fast ausschliesslich auf die Area vasculosa und kommt ausserdem nur noch in beschränktem Maasse in den hinteren Theilen der Area pellucida vor.

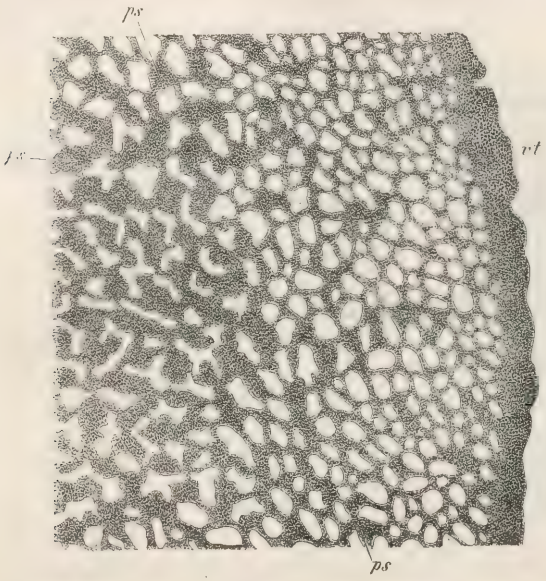


Fig. 94.

Die Bildung der Gefässe und des Blutes leitet sich schon im letzten Viertel des ersten Brüttages ein, doch werden erst am zweiten Tage die Gefässe deutlich als Röhren und das Blut mit rother Farbe sichtbar. Die eben entstandenen Gefässe bilden ein dichtes Netz mit engen Maschen (Fig. 94), an welchem kein Unterschied von Stämmen und Aesten sichtbar ist und erstrecken sich in einfacher Schicht von der Randvene aus über die Grenze der Area vasculosa und den gefässhaltigen Theil der Area pellucida bis zu den Anlagen der Venae und Arteriae omphalo-mesentericae. Ausgezeichnet ist dieses Netz durch das Vorkommen von roth gefärbten Stellen in der ganzen Area vasculosa und im hinteren Theile der Area pellucida, welche sogenannten Blutinseln theils in rundlicher, theils in länglicher Form, theils auch, gegen den Rand der Area vasculosa zu, wie in ästigen, ja selbst netzförmig verbundenen Strängen auftreten. Zu einer gewissen Zeit erscheint selbst die Anlage der Randvene wie ein einziger roth gefärbter Strang, von dessen Innenrande die erwähnten Netze abgehen. Alle diese gefärbten Stellen bestehen aus mehr weniger gefärbten Anhäufungen rundlicher Zellen, welche theils einseitig an der Wand schon wegsamer Gefässe ansitzen, theils in der Verlängerung von wegsamen

Blutinseln.

Fig. 94. Gefässanlagen aus der *Area vasculosa* eines 40 Stunden alten Blastoderma des Hühnchens 26mal vergr. *v t Vena terminalis; ps* Blutpuncte.

Gefässen liegen und wie die unmittelbaren Fortsetzungen solcher bilden. Die eben wegsam gewordenen Gefässe selbst bestehen aus dünnen weiten Röhren, deren Wand aus einer einzigen Lage polygonaler Zellen besteht, die gegen das Gefässlumen zu mehr weniger bauchig vortreten.

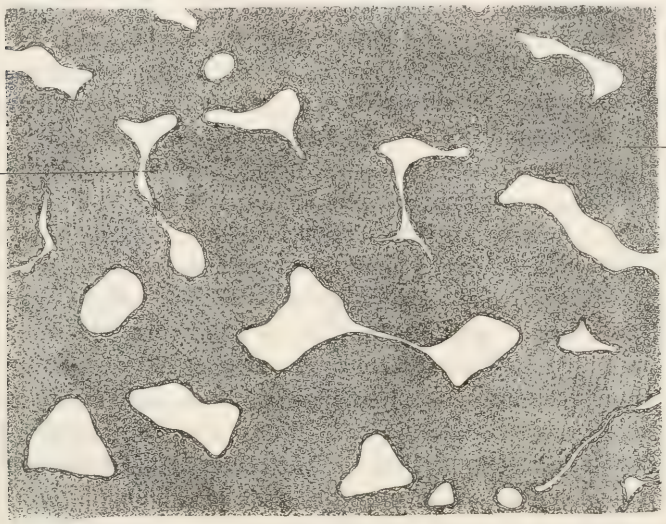


Fig. 95.

Da diese Wand unmittelbar in die endotheliale Auskleidung des Herzens übergeht und später zur Innenhaut der Gefässe des Dottersacks wird, so bezeichnen wir die Gefässe des Fruchthofes auch einfach als Endothelröhren.

Wie entstehen nun diese Endothelröhren und wie das Blut? Die Beantwortung dieser Frage ist eine der schwierigsten der ganzen Embryologie und erhebe auch ich keinen Anspruch, dieselbe nach allen Seiten gelöst zu haben. Immerhin glaube ich wenigstens mit Bezug auf gewisse wichtige Verhältnisse ins Reine gekommen zu sein.

Was erstens die Endothelröhren des Gefässhofes anlangt, so kann ich auch nach erneuten Untersuchungen nicht umhin, bei meinen schon seit langem geäusserten Darstellungen zu verharren, denen zufolge dieselben als solide Zellenstränge sich anlegen und nachträglich hohl werden, Darstellungen, denen auch Remak und His, gestützt auf ihre Erfah- Entstehung der Gefässe und des Blutes.

Fig. 95. Ein Theil der Gefässanlagen der Fig. 94 150mal vergrössert. *ps* Blutpuncte. Die zwischen den Gefässanlagen liegenden Substanzinseln sind als leere Räume dargestellt.

rungen am Hühnchen, sich angeschlossen haben. Beim Hühnchen habe ich zur Lösung dieser Frage theils das isolirte mittlere Keimblatt der beiden Fruchthöfe, theils feine Querschnitte aus frühen Zeiten benutzt und in beiden Fällen dieselben Ergebnisse erhalten. Im Flächenbilde erscheinen an solchen Präparaten am Ende des ersten und am Anfange des zweiten Tages netzförmige Zellenstränge von 20—54 μ und darüber gerade so, wie sie Remak (Nr. 9, S. 13) und His (Nr. 12, S. 98) schildern, und an Querschnitten überzeugt man sich noch bestimmter, dass diese Anlagen wirklich ganz und gar aus Zellen gebildet sind. Da Querschnitte von Gefässanlagen des Hühnchens meines Wissens noch von Niemand untersucht und beschrieben wurden, so bemerke ich, dass dieselben an Keimhäuten von 20—24 Stunden in den Randtheilen der Area vasculosa leicht zur Anschauung kommen. So fand ich dieselben in dem früher erwähnten Blastoderma von 22 Stunden (s. S. 125 und Fig. 96) in fast allen Schnitten, welche den Primitivstreifen enthalten, vom Schnitte Nr. 16 von vorn bis zum Schnitte Nr. 29, und lässt die Figur 96 trotz der geringen Vergrösserung die Anlage der Randvene erkennen. In allen Schnitten war im alleräussersten Theile des Mesoderma die Anlage der Vena terminalis am deutlichsten, welche immer fast die ganze Dicke der betreffenden Lage einnahm, ausserdem fanden sich aber weiter einwärts noch scharf begrenzte, im Querschnitte rundliche oder längliche Zellenmassen, welche ich ebenfalls als Gefässanlagen deute, um so mehr, als dieselben auch häufig mit der Anlage der Randvene zusammenhingen und mit derselben vereint oft mächtige quer gelagerte strangförmige Massen darstellten.

Bei Deutung dieser rundlichen und strangförmigen Zellenconglomerate der Querschnitte junger Keimhäute war nun vor Allem die Frage zu erwägen, ob dieselben keine wirklichen Gefässe mit fertigen Blutzellen seien, indem in der That bei älteren Embryonen in Querschnitten und an Flächenbildern nicht selten mit Blutzellen ganz vollgepfropfte Gefässe zur Anschauung kommen, die den fraglichen Anlagen ähnlich sehen. Gegen eine solche Möglichkeit spricht jedoch erstens der Umstand, dass Embryonen von 22 Stunden, von der Bildung wie der untersuchte (d. h. mit offener Rückenfurche, ohne Urwirbel, ohne Spur einer Herzanlage), überhaupt noch keine Blutzellen, weder farblose noch gefärbte, als gesonderte Bildungen besitzen und zweitens, dass in allen Fällen, in denen bei älteren Embryonen Gefässe mit Blutzellen dicht erfüllt gefunden werden, die Wand des Endothelrohres stets leicht zu erkennen ist, was hier nicht der Fall war. Unter so bewandten Verhältnissen bleibt nur Eine Möglichkeit, nämlich die, dass das, was ich als solide Gefässanlagen bezeichnete, nichts als Haufen noch nicht gefärbter

Blutzellen waren, die in Lücken des Mesoderma ihre Lage hatten, in der Weise, wie Götte in neuerer Zeit diese Verhältnisse aufgefasst hat. Götte nämlich lässt die Blutgefässe einfach als Lücken im Mesoderma auftreten und

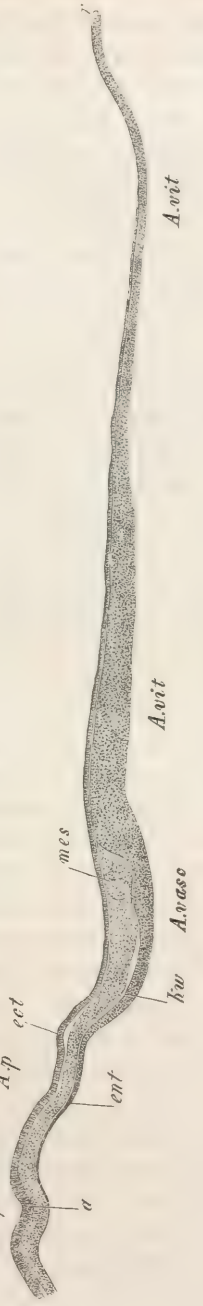


Fig. 96.

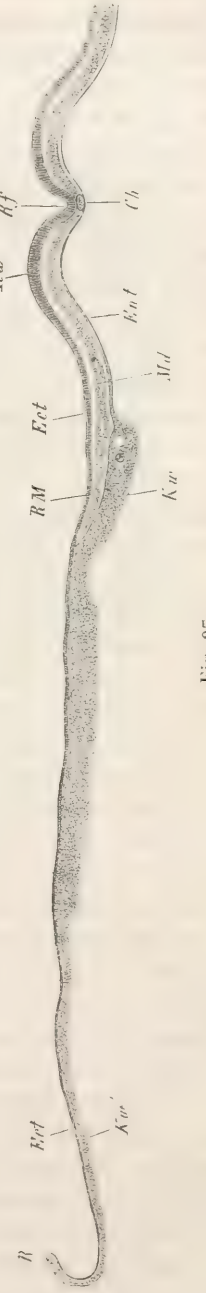


Fig. 97.

Fig. 96. Querschnitt durch den Primitivstreifen und die Keimhaut eines 22 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. 39mal. *Ap Area pellucida*; *A. vasc Area vasculosa*; *A.vit Area vitellina*; *a* Primitivstreifen mit *p* ? der Primitivrinne; *Ent* Entoderma; *Kw* Keimwulst des Entoderma; *Mes* verdickter Rand des Mesoderma, Anlage der *Vena terminalis*; *Ect* Ectoderma.

Fig. 97. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Embryonalanlage und eines Blastoderma von 22 Stunden von demselben Embryo, von dem auch die Fig. 96 stammt. Vergr. 40mal. *Ect* Ectoderma; *Md* Mesoderma; *Ent* Entoderma; *Ch* Chorda; *Rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste; *Rm* Rand des Mesoderma; *Kw* Keimwulst (Verdickung des Entoderma mit einigen grossen Furchungskugeln); *Kw'* dünne Aussenzone des Dotterhofes; *R* Rand des Blastoderma mit zwei Keimblättern.

die Blutzellen vom Keimwulste aus in dieselben einwandern, welche Blutzellen Abkömmlinge der grossen Furchungskugeln (Dotterzellen, Götte) im Entoderma sein sollen, die früher wiederholt erwähnt wurden (s. Götte, Nr. 108, Taf. XII, Figg. 43, 44, 45, 46 und in diesem Werke S. 88 und Figg. 25, 97). Gegen diese Auffassung habe ich einzuwenden, dass in der Gegend, in der die Randvene sich bildet, und überhaupt in der Lage des Mesoderma im Gefässhofe, in der die ersten Gefässe entstehen, niemals Lücken auftreten, bevor die von mir als Gefässanlagen gedeuteten Zellenansammlungen sichtbar werden. Somit können hier auch keine Reste von Furchungskugeln in vorgebildete Canäle einwandern. Wohl aber könnten solche Elemente zwischen die Elemente des Mesoderma eintreten und hier an der Gefäss- und Blutbildung sich betheiligen. Ich muss jedoch nach meinen Erfahrungen ganz entschieden bestreiten, dass die betreffenden Zellen einen wesentlichen Antheil an der Bildung der Gefässe und des Blutes nehmen und betrachte ich das auch von mir in seltenen Fällen beobachtete Vorkommen von solchen Elementen in den tiefsten Lagen des Mesoderma als mit Bezug auf diese Frage ohne Bedeutung. Gerade der von mir hier als Ausgangspunct genommene Embryo von 22 Stunden, der wesentlich auf derselben Stufe sich befand, wie der von Götte geschilderte, gab in dieser Beziehung vollen Aufschluss, denn obschon das Entoderma in den vorderen Theilen des Blastoderma relativ viele Furchungskugeln enthielt, so fand ich doch nicht einen einzigen Schnitt, in dem dieselben im Mesoderma zu erkennen gewesen wären.

Auch in Betreff der Mesodermalücken, die Götte mit der Gefässbildung in Verbindung bringt, glaube ich eine andere Deutung vorziehen zu müssen. Ich fand dieselben an dem Blastoderma von 22 Stunden sehr deutlich in der Area pellucida in der Mitte des Mesoderma (Fig. 97), von wo sie an manchen Schnitten noch eine Strecke weit in die Area vasculosa und selbst bis in die Gegend der Anlagen der Randvene sich hineinzogen und hier eine obere dünne Lamelle von einer unteren dickeren Lage, die die Gefässanlagen enthielt, mehr weniger bestimmt sonderten. Diesem zufolge halte ich diese Lücken für die ersten Andeutungen der Spaltung des Mesoderma in Hautplatte und Darmfaserplatte.

Dem Bemerkten zufolge wären somit die ersten Gefässanlagen solide Zellenstränge im Mesoderma der Area vasculosa. Als zweites Stadium treten nun Hohlgebilde auf, die an ihrer Wand reichliche Zellenmassen enthalten, welche letzteren nach und nach eine immer entschiedener gelbe und dann rothe Farbe annehmen und nichts anderes als die oben erwähnten Blutinseln oder Blutpuncte sind. Solche eben wegsam werdende Gefässe sind äusserst unregelmässig gebildet

Figg. 98, 95), mit schmalen und weiten, ohne Gesetz abwechselnden Stellen und mit Knotenpuncten oder Verdickungen der mannigfachsten Form, welche eben die Blutpuncte sind. Im weiteren Verlaufe werden dann die Zellen, die diese Blutpuncte bilden, alle zu rothen Blutzellen, lockern sich und treten alle in die Gefässröhren ein, die schon vorher ein helles Plasma enthalten, bis am Ende alle Blutpuncte verschwunden und alle Gefässe mit rothem Blute versehen sind.

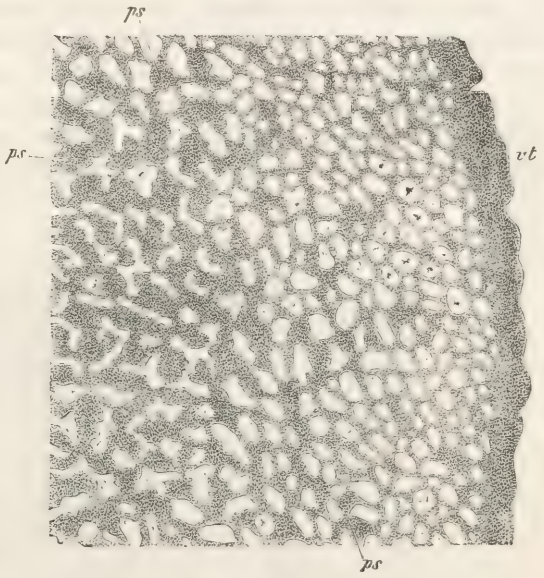


Fig. 98.

In dieser Weise findet in der gesammten Area vasculosa die Bildung von Gefässen und von Blut statt und erweist sich somit dieser Theil des Mesoderma als ein sehr bedeutungsvoller, um so mehr, als sonst in keinem anderen Theile des Blastoderma, mit einziger Ausnahme der hintersten Gegend der Area pellucida, Blutzellen gebildet werden. Namentlich ist es jetzt als ganz ausgemacht anzusehen, dass der Embryo bei der ersten Blutzellenbildung in keiner Weise sich mit betheiligt, wie denn auch schon v. Baer ganz richtig angibt, dass das Herz selbst zur Zeit, wo seine ersten Pulsationen beginnen, nur eine farblose Flüssigkeit enthalte. Es ist jedoch nicht nur die erste Blutbildung, sondern auch die erste Gefässbildung auf die Area vasculosa und einen kleinen Theil der Area pellucida beschränkt, indem sonst nirgends und vor Allem auch in der Embryonalanlage nicht selbständig Gefässe auftreten. Vielmehr sind die hier erscheinenden Gefässe alle nichts anderes als Sprossen der primitiven Gefässe, die, wie dies His zuerst nachgewiesen

Fig. 98. Gefässanlagen aus der *Area vasculosa* eines 40 Stunden alten Blastoderma des Hühnchens 26mal vergr. *vt Vena terminalis; ps* Blutpuncte.

hat, von der Area vasculosa aus nach und nach gegen den Embryo hin und schliesslich in diesen hinein sich bilden.

Hohlwerden der primitiven Gefässanlagen.

Beleuchten wir nun die hier berührten Vorgänge näher, so lässt sich in Betreff des Hohlwerdens der primitiven Gefässanlagen thatsächlich nichts weiter vorbringen und bleibt somit für jede Hypothese freier Spielraum. Immerhin kann man an andere Hohlraum- und Spaltbildungen erinnern, vor Allem an diejenigen, welche bei der Entwicklung von Drüsen (Graaf'sche Follikel, Drüsen der Haut u. s. w.) und von serösen Höhlungen (Bauchhöhle, Höhlen im Gehörlabyrinth) stattfinden und erscheint somit die Annahme gerechtfertigt, dass hier wie

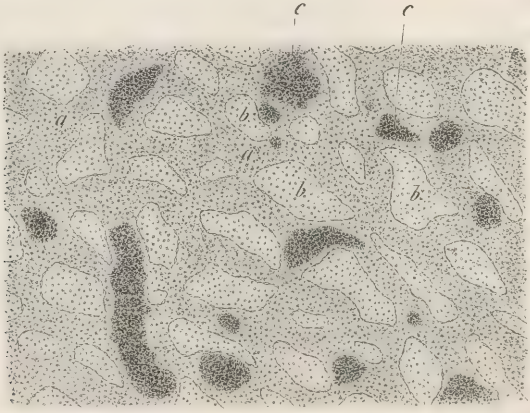


Fig. 99.

dort eine Flüssigkeitsausscheidung oder -ansammlung zwischen compacten Zellenmassen die Ursache der Kanalisirung sei, wenn auch der Grund für das Auftreten derselben an dem betreffenden Orte dunkel bleibt. Diese Flüssigkeitsbildung nun geht so vor sich, dass die Zellenstränge, die wir als Gefässanlagen kennen gelernt haben, nicht alle in der Mitte, sondern z. Th. mehr excentrisch ihre Höhlungen erhalten und so bleiben dann an gewissen Stellen grössere Zellenanhäufungen stehen, die wie Verdickungen der Wand erscheinen, Bildungen, die nichts anderes als

Fig. 99. Gefässe der *Area pellucida* von einem Hühnerembryo von 2 Tagen. Vergr. 40mal. *a* Gefässe, *b* Interstitien derselben (Substanzinseln der Autoren), *c* Blutheerde.

Bildungsheerde des Blutes sind. Obschon diese sogenannten Blutinseln zur Zeit, wo die Gefässe bereits ihre Lumina erhalten haben, oft, und vor Allem an Flächenansichten, wie ausserhalb derselben zu liegen scheinen, so kann ich doch nach meinen Erfahrungen nicht umhin, sie aus denselben Anlagen abzuleiten, wie die primitiven Gefässe, und einfach auf diejenigen Zellen der Gefässe zurückzuführen, die nicht zur Bildung der Gefässwand selbst verwendet wurden.

Es sind somit die Blutinseln oder Blutpuncte integrirende Theile der Gefässe und denkt man sich dieselben am besten als verschiedengestaltige, meist rundliche, länglichrunde oder strangförmige Verdickungen der Gefässwand. Anfangs ganz und gar aus denselben Zellen gebildet wie die primitive Gefässwand, entwickelt sich bald eine Differenzirung in der Art, dass die Blutheerde da, wo sie dem Gefässlumen zugewendet sind, etwas plattere Zellen erhalten, die den Endothelzellen der Gefässwand gleichen, während sie im Innern und sonst mehr aus runden Zellen bestehen. So scheinen die Blutpuncte später wie ausserhalb der Gefässe zu liegen und in gewissen Ansichten auch wie eine besondere Hülle zu besitzen, während sie doch nichts als eine einseitige Verdickung der Gefässwand sind. Bei der Umwandlung der Zellen der Blutpuncte in rothe Blutzellen färben sich zuerst die mittleren Zellen derselben, dann auch diejenigen, die gegen das Lumen des Gefässes zugewendet sind, und hier beginnt dann auch die Lösung der Zellen und ihre allmälige Beimengung zum Blutstrome, bis am Ende alle Zellen mit Ausnahme der äussersten Schicht sich trennen, welche letzteren als spätere Gefässwand sich erhalten.

Bildung der Blutzellen.

Die Bildung der Blutzellen selbst geht in ungemein einfacher Weise vor sich. Anfangs den übrigen Zellen der Gefässanlagen ganz gleich, rund, kernhaltig, mit dunklen Körnchen, 9—11 μ gross, werden dieselben erst blasser und dann intensiver gefärbt, wobei sie nach und nach die Körnchen verlieren. Hierbei werden dieselben zugleich länglichrund und zeigen dann auch, wie Remak zuerst gesehen hat, eine leicht nachzuweisende Vermehrung durch Theilung in der Art, dass erst die Kerne sich theilen und dann die Zellen der Quere nach zerfallen.

Das erste Auftreten rother Blutzellen fällt in der Regel in die erste Hälfte des zweiten Brüttages, bald etwas früher, bald etwas später, je nach der Brüttemperatur und anderen äusseren Verhältnissen, und verdient alle Beachtung, dass die Blutzellenbildung beginnt, bevor noch die Circulation eingeleitet ist, und manchmal selbst vor der Anlage des Herzens in ihren ersten Spuren zu erkennen ist. Im Uebrigen sind der äussere Theil der Area vasculosa und vor Allem die Anlage der Randvene und die mit ihr zusammenhängenden Gefässstränge die Hauptsitze

der Blutzellenbildung, und werden weiter einwärts die Blutinseln kleiner und nehmen je länger je mehr die Gestalt von begrenzten rundlichen Heerden an, so dass die allerkleinsten in der Area pellucida und zwar im vordersten Theile des Abschnittes liegen, der überhaupt Blutheerde enthält.

Weiter wäre dann zu bemerken, dass in der vorderen Hälfte der Area vasculosa die Blutheerde kleiner sind als im hinteren Abschnitte und dass sie hier auch früher sich lösen. In den hinteren Abschnitten zerfallen zuerst die Blutinseln in der Gegend der Randvene (His lässt gerade umgekehrt diese am längsten bestehen) und von hier schreitet dann die Lösung langsam gegen die Area pellucida fort, so dass diejenigen der Area pellucida zuletzt noch allein bestehen und noch am Anfange des 3. Brüttages gefunden werden können, um welche Zeit übrigens auch noch in der Area vasculosa in einzelnen Fällen Blutheerde gesehen werden. Eine noch ungelöste Frage ist die, ob bei der ersten Anlage der Gefässe in der Area vasculosa gleich auch alle Blutinseln sich anlegen, oder ob später noch neue solche entstehen. Nach meiner Auffassung der Verhältnisse würde eine Bejahung dieser Frage nichts anderes bedeuten, als dass auch später noch solide Zellenstränge als Gefässanlagen auftreten, nachdem das erste Netzwerk bereits gebildet ist, eine Möglichkeit, welcher meine bisherigen Erfahrungen nichts weniger als günstig sind.

Nach Remak's Angaben gelingt es am vierten und fünften Brüttage kaum mehr, im Blute eine ursprüngliche farblose Blutzelle zu finden und am fünften Tage fehlen dieselben ganz. Dagegen sind in diesen Tagen, besonders dem 3. und 4., noch viele sich theilende Zellen vorhanden, die jedoch am 6. Tage ebenfalls schwinden. Dafür treten nun wieder viele farblose Zellen auf, kleiner als die früheren und ohne Körner, deren Herkunft zweifelhaft ist.

Secundäre Gefässanlagen.

Sobald die ersten Gefässanlagen hohl geworden sind, erscheinen an denselben feine *secundäre Gefässanlagen* (Remak), die meist aus einer oder zwei Reihen kernhaltiger Zellen, in gewissen Fällen aber auch aus feinsten kernlosen Fäden bestehen, wie man sie aus den Schwänzen von Froschlarven schon lange kennt. Solche secundäre Gefässe bilden sich theils zwischen den primitiven Canälen, theils erscheinen sie, wie His zuerst gezeigt hat, als *Sprossen* von den am weitesten gegen den Embryo zu gelegenen Gefässen und wachsen von hier aus immer weiter medianwärts, bis sie endlich in den Embryo selbst eindringen.

Nach His, dessen Verdienst es ist, diese wichtige Frage zuerst genauer verfolgt zu haben (Nr. 12, S. 99 flgd.), erhält der Embryo

alle seine primitiven Gefässe in dieser Weise und entsteht, abgesehen von der äusseren Herzwand, kein Theil seines Gefässsystems unabhängig von den Gefässen des Blastoderma.

Diese Gefässsprossen sind nach den Beobachtungen von His, die an der Area pellucida leicht zu bestätigen sind, solide dünne Stränge von eckigen oder von spindelförmigen Zellen, zum Theil von nicht mehr als 4—8 μ Breite, die zu Netzen sich zusammenordnen und von den primitiven Gefässen aus hohl werden. Indem an die erst gebildeten secundären Gefässe immer neue Anlagen sich ansetzen, wachsen dieselben gegen den Embryo heran und treten endlich zwischen dem Entoderma und der Darmfaserplatte in denselben hinein. Hierbei bleibt, wie schon Remak meldet (S. 21) ein Theil der Kopfkappe und die vordere Wand der Halshöhle von Gefässen frei (s. auch His, S. 99) und ist die Eintrittsstelle der von vorn her kommenden Gefässe die Gegend des Stammes der *Vena omphalo-mesenterica* oder der Rand der vorderen Darmpforte. Von hier aus treten die Gefässsprossen dann auch in das Herz und weiter, um die Endothelschläuche dieses Organes und die *Aortae descendentes* zu bilden. An der Gestaltung dieser Gefässe betheiligen sich übrigens auch viele hinter den *Venae omphalo-mesentericae* unter rechten Winkeln in den Embryo eindringende Sprossen, und bilden sich so die Aorten langsam nach rückwärts. Später als diese secundären Gefässanlagen wuchern auch in der Hautplatte Gefässsprossen in den Embryo, welche vor Allem zu Venen sich gestalten.

So richtig nun auch, wie ich mich überzeugt habe, diese Darstellung im Allgemeinen ist, so bleibt doch noch vieles nicht ganz klar, vor Allem die genauere Erkenntniss der Bildung und der Art und Weise des Eintretens der Gefässsprossen in den Embryo. Die Bildung der Sprossen anlangend, so versteht man leicht, wie dieselben in der Area vasculosa, vor Allem zwischen den schon vorhandenen Gefässen, entstehen können, denn hier befinden sich die Gefässe, wie ich entgegen His behaupten muss, innerhalb der Darmfaserplatte überall von dem Gewebe derselben umgeben, welches die sogenannten »Substanzinseln« bildet. Die hier vorkommenden Elemente sind anfangs runde Zellen; mit dem Auftreten der ersten Gefässe werden dieselben jedoch mehr weniger ausgesprochen sternförmig und legen sich theils in einfacher Schicht den Gefässen an, um eine Adventitia derselben darzustellen, theils bleiben sie als Zwischengewebe zwischen denselben bestehen. Von diesen Zellen können natürlich sowohl die einen als die andern leicht zur Weiterführung der Gefässe und zur Anastomosenbildung zwischen denselben verwendet werden. Anders bei den

Sprossen, die in den Embryo hinein sich bilden und die Endothelröhre des Herzens und die Aortenwand darstellen. Diese liegen zwischen dem Entoderma und dem mittleren Keimblatte und lässt sich keinerlei Blastemschicht nachweisen, die sie zu ihrer Weiterbildung benutzen könnten. Somit bliebe nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass die betreffenden Gefässsprossen durch selbständige Vermehrung ihrer Zellen weiter wuchern, was allerdings, besonders nach Analogie vieler Drüsen, möglich, aber noch nicht nachgewiesen ist.

Entstehung des Herzens.

Am Schlusse dieser Schilderung der ersten Entstehung der Gefässe und des Blutes komme ich nun noch auf das Herz zu reden. Dasselbe entsteht, wie wir oben sahen, zugleich mit den im Embryo gelegenen Stämmen der *Venae omphalo-mesentericae* und dem Stamme der Aorta scheinbar in einer ganz anderen Weise als die Gefässe des Fruchthofes, indem dasselbe aus einer doppelten Lücke zwischen der Faserwand des Vorderdarmes und dem Darmepithel sich entwickelt, in welche Lücke von Seiten der Venen her Sprossen der endothelialen Gefässröhren des Fruchthofes sich hineinbilden. Diese Lücken verschmelzen später und werden nach und nach von der Faserwand des Vorderdarmes vollständig umhüllt, während zugleich die Endothelröhren in eine einzige Röhre zusammenfliessen. So eigenthümlich diese Bildungsweise des Herzens nun auch zu sein scheint, so können wir dieselbe doch mit gewissen Verhältnissen der peripherischen Gefässe parallelisiren. Betrachtet man als das erste Stadium der Herzbildung zwei endotheliale Sprossen von Seiten der Area pellucida, welche zwischen die Darmfaserplatten und das Epithel des Vorderdarmes hineinwachsen und diese Lagen auseinander drängen, so ist der Vorgang genau derselbe wie beim Hineinwachsen der secundären Gefässanlagen aus der Area pellucida in den Embryo überhaupt. Und was die Umhüllung dieser Endothelröhren durch die Faserwand des Vorderdarmes betrifft, so stelle ich dieselbe in Vergleichung mit der Ausbildung der äusseren Gefässhüllen bei den Gefässen. Denn auch diese entstehen grösstentheils aus der Darmfaserplatte und auf jeden Fall aus Theilen des mittleren Keimblattes und umhüllen secundär die Endothelröhren. Immerhin ist hervorzuheben, dass solche äussere Gefässhüllen nirgends in so eigenthümlicher Weise sich entwickeln, nirgends erst nur einseitig an einem Endothelialrohre auftreten und dasselbe dann nach und nach umwachsen. Auch verdient Beachtung, dass gerade ein Theil der dem Herzen am nächsten liegenden Gefässe, nämlich die Aorten, in ihrer ganzen Länge ungemein spät erst eine äussere Hülle erhält, während eine solche allerdings an den *Arteriae* und *Venae omphalo-mesentericae* und vielen Gefässen der Fruchthöfe sehr früh auftritt.

Hier ist nun der Ort, noch einiges über die Beschaffenheit und den Bau der Keimblätter im Blastoderma beizubringen.

Bau der Keimblätter des Blastoderma zur Zeit der ersten Gefässbildung.

Schon früher wurde erwähnt (§ 10) wie rasch die Keimhaut über den Dotter sich ausbreitet, doch betrifft diese grosse Flächenzunahme anfangs nur das Ectoderma und Entoderma, die im Wachsthume stets gleichen Schritt halten, während das Mesoderma mit den in ihm sich entwickelnden Blutgefässen viel langsamer nachrückt. Das Ectoderma besteht zu jeder Zeit im Bereiche der Fruchthöfe aus einer einfachen Lage heller, polygonaler, mehr weniger abgeplatteter Zellen, die um so weniger körnigen Inhalt führen, jemehr sie der Area pellucida sich nähern und später nur noch in den äussersten Randtheilen der Area vitellina Körnchen enthalten. Was die Grösse und Form der Zellen dieser Schicht anlangt, so hat bereits Balfour (Nr. 59, S. 8, 9, 10) hervorgehoben, dass dieselbe sehr wechsle. Ich finde im Allgemeinen die Zellen in der Flächenausdehnung kleiner auf dem Embryo als in den Fruchthöfen und hier wiederum in der Area vasculosa und vitellina breiter als in der Area pellucida, in welch' letzterer dagegen die Höhe bedeutender ist, was auch für die Ectodermazellen des Embryo selbst gilt. Am grössten sind stets die äussersten Randzellen des Ectoderma, die auch durch ihre kugelige Gestalt sich auszeichnen und oft wie einen wulstigen, nach aussen umgeschlagenen Rand bilden.

Das Entoderma zeigt im Bereiche des Embryo und der inneren Theile der Area pellucida sehr früh stark abgeplattete Elemente, wie dies früher zu wiederholten Malen erwähnt wurde. Gegen den Rand der Area werden dieselben dicker und im Keimwulste selbst liegen anfangs rundliche Zellen in mehrfachen Lagen übereinander (Fig. 23), welche selbst in den Randtheilen noch zu zweien oder dreien sich decken. Im weiteren Verlaufe betreffen die Aenderungen vor Allem den Keimwulst, in welchem sehr bald mit dem fortschreitenden Wachsthume die Randtheile dünner und zuletzt einschichtig werden und zuletzt auch in der Gegend der grössten Dicke des Keimwulstes an der Stelle der mehrschichtigen rundlichen Zellen eine immer auffallender sich gestaltende Lage von hohen Cylinderzellen sich ausbildet. Ein früheres Stadium dieser Umwandlung zeigt die Fig. 100, spätere die Figg. 101 und 102. Am Ende des zweiten Tages ist diese Umbildung vollendet und zeigt von nun an das Entoderma im Gefässhofe mit Ausnahme bestimmter Stellen überall nur eine einzige Lage hoher Cylinderzellen von 50—70 μ Höhe mit schönen runden Kernen von 15 μ mit 1 oder 2 Nucleolis, die von der Fläche 15—30—38 μ breit sind und eine sehr zierliche Mosaik bilden. Im Bereiche des Dotterhofes sind die Zellen in den medialen dickeren Theilen (Fig. 102 *dd*) nahezu ebenso

beschaffen, weiter nach aussen werden dieselben dagegen niedriger und mehr rundlich und im dünnen Saume dieses Hofes liegen sie meist noch

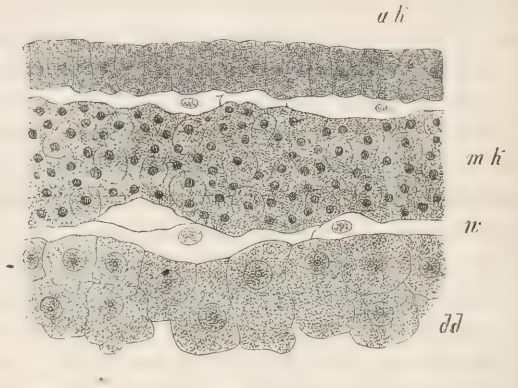


Fig. 101.

zu zweien und selbst dreien übereinander. Die vorhin erwähnten Ausnahmen betreffen: 1) Die Gegend der Vena terminalis, woselbst das Entoderma auch später eine ringförmige Verdickung, den Grenzwulst des Gefässhofes zeigt (Fig. 102 *dd'*), woselbst die Zellen in mehrfachen Schichten vorkommen. 2) Gewisse Stellen im inneren Theile der Area vitellina, an denen das Blastoderma unregelmässige wulstförmige Verdickungen zeigt, die schon vom blossen Auge leicht wahrnehmbar sind und

Fig. 100.

Grenzwulst des Gefässhofes.

Fig. 100. Querschnitt durch die Grenzgegend der *Area pellucida* und *opaca* von einem Blastoderma vom Ende des ersten Tages (bez. XO) aus einer Gegend, wo die Rückenfurche weit offen und die Chorda eben in der Differenzirung begriffen war. Chromsäure-Carminpräparat in Canadabalsam 350-mal vergr. *Rz* Randzone des Embryo; *Ao Area vasculosa; Ap Area pellucida; h* Hornblatt; *mk* mittleres Keimblatt; *dd* Darmdrüsenblatt; *ak* äusseres Keimblatt; *kw* Keimwulst, dessen Zellen gröbere Körner enthielten, die in Folge der angewandten Reagentien nicht sichtbar sind.

Fig. 101. Ein Stückchen der *Area vasculosa* vom Ende des 2. Tages senkrecht durchschnitten. Vergr. 350mal. *ak* Aeusseres Keimblatt. *mk* Mesoderma mit von Blutzellen erfüllten Venen, deren Wände *w* auch dargestellt sind. *dd* Entoderma.

diesem Theile ein besonderes fleckiges, weiss gesprenkeltes Ansehen verleihen. An diesen Wülsten ist das Entoderma sehr dick und, wie

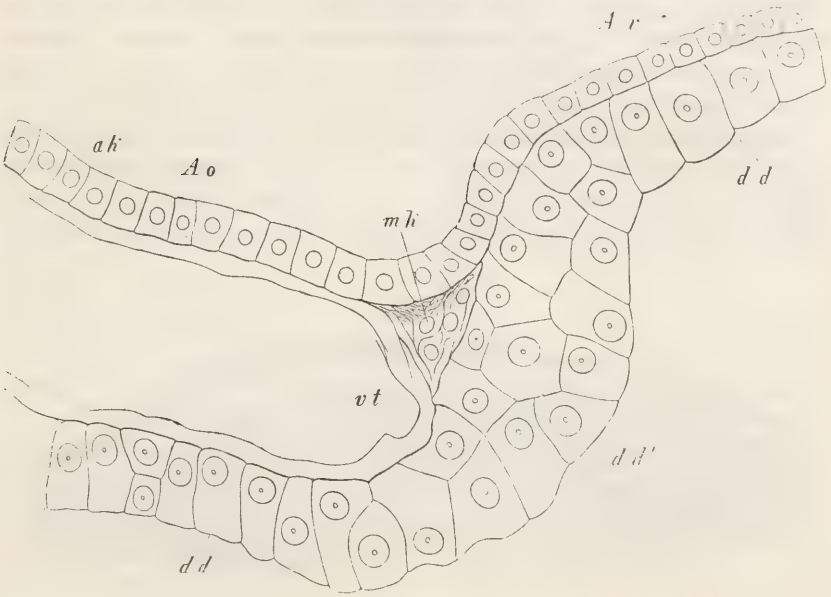


Fig. 102.

Fig. 103 zeigt, aus vielen übereinander liegenden Zellen zusammen gesetzt.

Die Zellen des Entoderma sind im Bereiche des Embryo und der Area pellucida schon in frühen Zeiten, wie schon erwähnt wurde, körnerarm und blass. Im Keimwulste dagegen entwickeln dieselben rasch mit dem Vorschreiten der Bebrütung dunkle runde Körper in sich, die bald die Zellen fast ganz erfüllen in der Art, dass jede Zelle Einen grossen dunklen Inhaltskörper und neben demselben noch eine gewisse Anzahl kleinerer enthält. Am zweiten und dritten Tage werden diese Inhaltskörper gelblich und sieht das Entoderma dann wie an-

Fig. 102. Querschnitt durch die Grenzgegend der *Area vasculosa* und *vitellina* von demselben Blastoderma wie Fig. 101. Vergr. 450mal. *Ao Area vasculosa*; *Av Area vitellina*; *vt Vena terminalis* (die sie erfüllenden Blutzellen sind nicht dargestellt, *mk* dünner Rand des mittleren Keimblattes, der noch etwas über die Vene hinausragt; *ak* Ectoderma; *dd* Entoderma, bei *dd'* mit einem Wulste. Der grobkörnige Inhalt dieser Zellen ist nicht dargestellt.

hängender gelber Dotter aus, welche Farbe ihm von nun in der Area vasculosa und den angrenzenden Theilen der Area vitellina bleibt. Frägt man nach der Herkunft dieser Inhaltskörper, so kommt man auf zwei Möglichkeiten. Entweder könnten dieselben in die Entodermazellen eingedrungene Elemente des weissen Dotters sein oder es müssen dieselben als in den betreffenden Zellen entstanden angesehen werden. Für die erstere Möglichkeit, an die His und Oellacher gedacht haben, spricht die Aehnlichkeit der genannten Inhaltskörper mit den dunklen Kugeln des weissen Dotters, um so mehr, da sie auch in Osmium dunkel sich färben wie diese. Ich habe jedoch darauf aufmerksam gemacht (Nr. 130), dass die fraglichen Gebilde im Keimwulste in Acidum aceticum erblassen

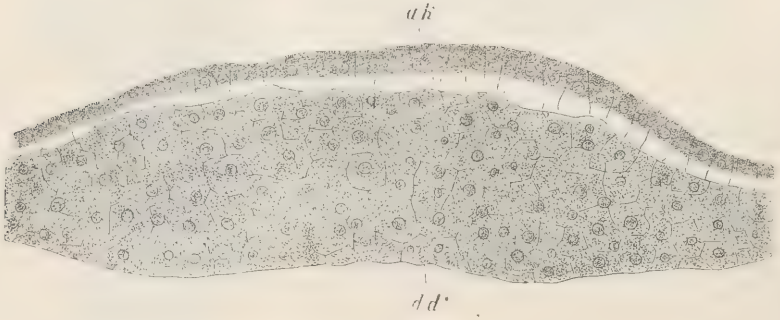


Fig. 103.

und zerfallen, was von den dunklen Kugeln des weissen Dotters nicht gilt, und die Ansicht ausgesprochen, dass dieselben als Producte des Stoffwechsels der Entodermazellen anzusehen seien, denen es natürlich in erster Linie zukommt, den in Folge der Bebrütung verflüssigten Nahrungsdotter aufzunehmen.

Wenn einmal die Entodermzellen jenseits der Area pellucida den eben besprochenen eigenthümlichen Inhalt gebildet haben, so sind deren Kerne nur schwer und auch die Zellen selbst nicht leicht als das zu erkennen was sie sind, woher es denn auch kommt, dass alle neueren Autoren den Keimwulst als Verdickung des Entoderma verkannt haben. Die deutlichste Einsicht gewinnt man an Carminpräparaten, die man in Balsam einschliesst, an denen die Inhaltskörper mehr weniger erblassen

Fig. 103. Querschnitt durch einen Wulst des Entoderma im Dotterhofe von einem Blastoderma von 41 Stunden. Vergr. 350mal. *ak* Ectoderma, dessen Zellen durch Eindringen von Flüssigkeit in ihre tieferen Theile ungebührlich hoch geworden sind; *dd* Entoderma.

und durchsichtig werden, und überzeugt man sich dann von dem regelrechten Vorkommen grosser Nuclei mit Nucleoli in den Keimwulstzellen, die überall, wo die Zellen einschichtig stehen, in den oberen, dem Mesoderma zugewandten Theilen der Zellen ihren Sitz haben. (Man vergl. auch die Arbeit von Hans Virchow, Nr. 254.

Ich habe nun noch die Frage aufzuwerfen: wie wandelt sich der mehrschichtige Keimwulst in eine einschichtige Lage um? Hierauf vermag ich keine andere Antwort zu geben, als dass dies durch Verschiebungen seiner Elemente geschieht im Zusammenhange mit der grossartigen Flächenzunahme dieser Haut, die gerade in den ersten Brüttagen am stärksten ist. Dass solche Verschiebungen wirklich vorkommen, sieht man am deutlichsten an der Grenze der Area opaca und pellucida, wo das Ectoderma am ersten Tage fast immer knotige Auftreibungen und Unregelmässigkeiten besitzt, von denen man später nichts mehr wahrnimmt. Bei diesen Verschiebungen spielen vielleicht auch Bewegungen der betreffenden Zellen mit, möglicherweise auch das Wachsthum des Mesoderma im Bereiche der Area vasculosa, welches den ihm anhaftenden Theil des Entoderma mechanisch dehnt. Mit den Verschiebungen der Elemente des Keimwulstes könnte auch das Auftreten der begrenzten Wülste in der Area vitellina (Fig. 103) im Zusammenhang stehen, die möglicherweise nicht Verdickungen, sondern Reste der früheren dickeren Lage sind.

Das Mesoderma, dessen ich zuletzt noch gedenke, zeigt in den ersten Brüttagen ein viel langsameres Wachsthum als die beiden anderen Keimblätter. Um so auffallender sind die inneren Umgestaltungen und das Wachsthum in die Dicke, die mit der Gefäss- und Blutbildung einhergehen. Da diese Vorgänge schon besprochen sind, so erwähne ich nur das interstitielle Gewebe dieser Keimschicht, das die sogenannten Substanzinseln bildet. Anfangs aus runden Zellen bestehend, nimmt dasselbe gleichzeitig mit der Gefässbildung ein besonderes Gepräge an und wandelt sich ganz und gar in sternförmige Zellen um, welche so reichlich mit einander anastomosiren, dass sie ein sehr dichtes zartes Schwammgewebe darstellen. Aus ähnlichen Zellen besteht auch die oben erwähnte äussere Gefässhaut, die an den Gefässen der Area vasculosa so früh auftritt.

Zum Schlusse dieser Erörterung nun noch die Bemerkung, dass das Flächenwachsthum der 3 Keimhäute im Blastoderma kaum an einer bestimmten Stelle seinen Sitz hat, wie etwa am Rande, sondern in allen Theilen derselben vor sich geht. Als ich die oben erwähnten grossen

Randzellen des Ectoderma aufgefunden hatte, glaubte ich zuerst diese Gegend als Stelle des intensivsten Wachsthums ansehen zu müssen. Es liessen sich jedoch hier keinerlei auffällige Spuren einer Zellenvermehrung auffinden, während solche auf der anderen Seite überall im Ectoderma deutlich waren (Kerne mit zwei Nucleoli, Zellen mit 2 Kernen, je 2 dicht beisammen liegende kleinere Zellen), und so kam ich dazu, ein allgemeines Wachsthum dieser Keimhaut anzunehmen. Und dem möchte auch bei den anderen Lagen so sein, in denen freilich Zellenvermehrungen schwerer zu beobachten sind, aber doch hie und da vorkommen. In der Gefässschicht spricht auch die auffallende Erweiterung der Gefässmaschen und die Streckung der Gefässe entschieden in diesem Sinne.

Anmerkung. Ueber die erste Bildung der Gefässe und des Blutes herrschen wohl ebenso viele Ansichten als Forscher, die über diesen Gegenstand sich ausgesprochen, was auf jeden Fall beweist, dass derselbe zu den schwierigsten gehört. Da es nicht im Plane dieses Werkes liegt, eine vollständige Geschichte der Embryologie zu geben, so erwähne ich nur in Kürze die neuesten Autoren. Remak lässt wie ich die Gefässe aus soliden Zellensträngen hervorgehen, gibt jedoch über die Entstehung der Blutzellen nur Andeutungen, denen zufolge dieselben aus abgelösten Wandzellen der Gefässe oder aus den in der Axe der Gefässanlagen liegenden Zellen entstehen (S. 13, 14, 22). Die Blutinseln hält R. für Blutgerinsel. — Bei His findet sich der Fortschritt gegen Remak, dass er die Blutinseln als natürliche Bildungen und dieselben sammt den Zellensträngen, die sie verbinden, als die ersten Gefässanlagen auffasst. Die Gefässröhren lässt His wie Remak und ich entstehen und ist er auch darin mit mir einer Meinung, dass er die Blutinseln in die Wand der Gefässe verlegt. Ganz und gar abweichend ist dagegen die Art, wie His die Gefässanlagen und das Blut aus dem weissen Dotter ableitet, in Betreff welcher Hypothese das Einzelne bei ihm nachzulesen ist (S. 95—100 vor Allem). His hat nicht erkannt, dass die Blutgefässe im Mesoderma der Area vasculosa entstehen, ferner hat er unrichtiger Weise den Keimwulst (Keimwall, His), der zum Entoderma gehört, für weissen Dotter gehalten und endlich auch nicht zutreffend Gefässe und Blut von Elementen seines Keimwalles abgeleitet. Die Elemente aus dem Keimwall (Keimwulst, ich), die er auf Taf. X, Fig. 4 als bei der Blut- und Gefässbildung betheiligt schildert, sind mir nicht verständlich. Ich kenne von wuchernden und sich theilenden Zellen des Keimwulstes, auf die die Abbildungen von His allenfalls passen könnten, nur die grossen Furchungskugeln, die, wie man aus früherem weiss, noch lange im Keimwulst sich erhalten und schliesslich durch Zerfall in kleinere Zellen übergehen, doch sind diese Bildungen alle viel dunkler und körniger als His seine Blut- und Gefässbildungszellen zeichnet.

Ungefähr gleichzeitig mit den ersten Mittheilungen von His hat Afanasieff die Bildung der Gefässe und des Blutes geschildert. Nach seiner zweiten Mittheilung sind die ersten Blutgefässe Spalten oder Lücken im mittleren Keimblatte, und was die Blutinseln anlangt, die Afanasieff annimmt

und deren Beziehungen zu den Gefässen er im Ganzen richtig schildert, so erfährt man nicht, wie sie in die Gefässspalten hinein kommen, noch wie sie sich bilden. Diese Lehre von dem Auftreten der ersten Gefässe als Spalten kehrt auch bei Götte wieder und betone ich daher nochmals, wie im Texte dieses §, dass Querschnitte von hinreichend jungen Keimhäuten 20—24 Stunden unzweifelhaft darthun, dass die Gefässe als solide Zellenmassen sich anlegen. Ich habe in der ersten Auflage dieses Werkes darin geirrt, dass ich, gestützt auf Remak, diesen Bildungsmodus auch auf das Herz übertrug und ist es das Verdienst von His, Hensen und Afanasieff, in dieser Beziehung eine richtige Anschauung angebahnt zu haben: was dagegen die ersten Gefässe anlangt, so ist die alte Lehre von Remak, His und mir unstreitig allein die richtige.

Sehr eigenthümlich ist die Darstellung von Klein (Nr. 122). Besondere Zellen des mittleren Keimblattes wandeln sich zu Blasen um, die nach und nach eine mit vielen Kernen besetzte Wand erhalten, welche durch Wucherungen die Blutzellen bildet. Diese Endothelblasen, deren Wand aus Einer oder zwei Zellenlagen besteht, verschmelzen später miteinander und bilden so die erste zusammenhängende Gefässbahn. — Es ist auf den ersten Blick schwer verständlich, wie Klein zu dieser auffallenden Aufstellung gelangen konnte, ich glaube jedoch den Schlüssel zu derselben gefunden zu haben. Klein hat sich verleiten lassen, gewisse pathologische Zustände des Blastoderma als normale anzusehen und ist, von diesen weiter schliessend, zu Sätzen gelangt, die Niemand anzunehmen im Stande ist. Die von Klein abgebildeten isolirten Endothelblasen (Figg. 12, 13, 14, 15, 16, 17) sind abnorme Bildungen und habe ich dieselben im vorigen Sommer, als ich Eier unter Abhaltung der Luft oder bei nicht genügendem Luftzutritte zur Erzielung von Missbildungen ausbrütete, in einer Reihe von Fällen ganz in derselben Weise wie Klein erhalten und zwar stets mit mehr weniger missgestalteten Embryonen. Auch der Fruchthof, den Klein in Fig. 12 abbildet, ist ja offenbar kein normaler! Ein Embryo mit Kopfkrümmung, 17 Urwirbeln und zusammengekrümmtem Herzen soll noch keine Arteriae und Venae omphalo-mesentericae haben! Und aus einer solchen Missbildung will Klein die normale Gefäss- und Blutbildung ableiten! Ich kann nicht umhin, dies als ein auffallendes Versehen zu bezeichnen und bedauere, dass dasselbe einem Forscher begegnet ist, dessen Verdienste ich recht gerne anerkenne und von dem ich gerade mit Bezug auf die vorliegende Frage bemerken muss, dass er das Entoderma richtiger aufgefasst hat als seine Vorgänger.

Götte's Ansicht über die Gefässbildung ist schon oben zurückgewiesen worden und wäre daher nur noch zu erinnern, dass dieser Autor die Blutzellen von den grösseren Furchungskugeln abhängig macht, die noch in den ersten Brüttagen vor Allem im Keimwulste sich finden. Diese Elemente nennt Götte »Dotterzellen« und sollen dieselben in die Gefässlücken des mittleren Keimblattes einwandern und zu Blutzellen zerfallen. Ich habe schon im Texte bemerkt, dass es mir nie gelungen ist, etwas von einem solchen Einwandern zu sehen und dass ich umgekehrt von der Entstehung der Blutinseln aus den Zellen der Gefässanlagen mich überzeugt habe und will ich daher an diesem Orte nur noch anführen, dass Missbildungen der ersten Gefässe, wie die von Klein zuerst als normale Vorkommnisse erwähnten, vielleicht doch geeignet

sind, etwas zur Erkenntniss der Blutbildung beizutragen. Ich finde nämlich in solchen Fällen auch frühere Stadien als sie Klein abbildet, und zwar solide begrenzte Zellenstränge von mannigfacher Form mit Uebergängen aller Art zu Blasen mit rothen Zellen. Der hieraus abzuleitende Schluss ist wohl hinreichend klar. — Noch bemerke ich, dass die Zahl der fraglichen Furchungskugeln viel zu klein ist, um von denselben die ersten Blutzellen abzuleiten und dass man dieselben an Flächenansichten nur in den seltensten Fällen in einer solchen Lagerung sieht, dass man auf den Gedanken kommen könnte, dass sie im Innern der Gefässanlagen sich befinden.

Der neueste Autor Balfour lässt die Gefässe als Intracellularräume entstehen und die Blutzellen aus den sich vermehrenden Kernen der betreffenden Zellen hervorgehen und schreibt letzteren die Bedeutung von Nuclei zu. Diesen Annahmen liegen zum Theil richtige Beobachtungen über die Entwicklung der secundären Gefässe in der Area pellucida zu Grunde, doch ist ihre Deutung auch für diese Gefässe kaum die richtige (denn es ist ja viel wahrscheinlicher, dass auch diese Gefässe Intercellularräume sind) und kann auf keinen Fall an eine Uebertragung derselben auf die ersten Gefässanlagen gedacht werden. Und was den Satz anlangt, dass die Blutzellen Kerne seien, so werden demselben wohl auch nicht viele Anhänger entstehen.

§ 16.

Ausbildung der Leibesform von dem Eintreten der Krümmungen an, Amnion, Allgemeine Kappe, Allantois, Urnieren.

Wir haben den Hühnerembryo in einem Stadium verlassen (Fig. 104), in dem er gerade ausgebreitet und flach auf dem Dotter lag und nur am Kopfe etwas entwickelter war, welcher sich von der Keimhaut abgeschnürt und etwas umgebogen hatte und auch eine seitliche und vordere Leibeswand mit dem Vorderdarm und dem Herzen zeigte (Fig. 105). Diese Ausbildung des Kopfes fällt, wie wir oben sahen, in eine sehr frühe Zeit und leitet sich schon am Ende des ersten und am Anfange des zweiten Tages ein, wogegen eine entsprechende Ausbildung des Rumpfes viel später eintritt und hier selbst am zweiten Tage von einer vorderen Leibeswand und von seitlichen Wandungen kaum mehr als die ersten Andeutungen zu sehen sind. Erst am 3. Brüttage entsteht am hinteren Ende der Embryonalanlage in etwas anderer Weise als vorn durch einen Umschlagsrand eine kleine Höhle, die Beckendarmhöhle mit dem hinteren Darmeingange und beginnen die Ränder der Seitenplatten auch in der Mitte des Rumpfes sich nach unten zu biegen, um dann nach und nach auch die Bauchwand der mittleren Theile zu erzeugen. Die hierbei vorkommenden, etwas schwieriger

Beckendarmhöhle. Hinterer Darmeingang.

aufzufassenden Einzelnverhältnisse erläutert man am besten an Durchschnitten.

Fig. 106 zeigt den Querschnitt der Mitte des Rumpfes eines Embryo von 36 Stunden, bei dem, obschon von einer Krümmung der Seitenplatten noch nichts zu sehen ist, doch schon ein Vorgang sich eingeleitet hat, der mit der Bildung der Peritonealhöhle zusammenhängt, nämlich die Spaltung der Seitenplatten in eine mit dem Hornblatte *h* verbun- Spaltung der Seitenplatten.

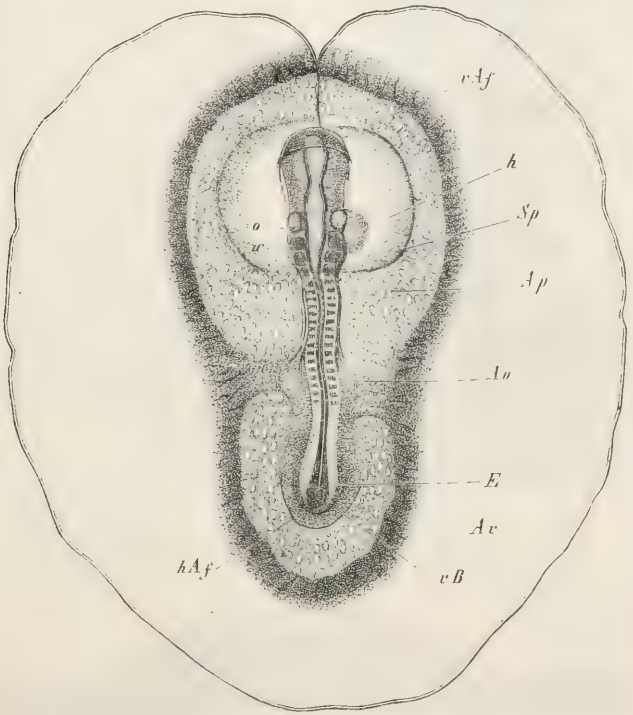


Fig. 104.

Fig. 104. Embryo vom Ende des 2. Tages mit 17 Urwirbeln, der *Area pellucida* und der *Area vasculosa* mit der Randvene, etwa $6^1/_2$mal vergr. Länge des Embryo 3,61 mm, Durchmesser der *Area vasculosa* 9,5 mm. Die Gefässe waren überall gut entwickelt, sind jedoch nur in der *Area pellucida* dargestellt. *vAf* vordere Amnionfalte, den Kopf schon etwas bedeckend (Kopfscheide); *Ap Area pellucida*; *Sp* Spaltungslücke im mittleren Keimblatte, die z. Th. Halshöhle ist und das Herz enthält, z. Th. Spalte zwischen der Amnionfalte und der Wand des späteren Dottersackes; *Ao Arteriae omphalo-mesentericae*; *o* Ohrgrübchen; *w* wirbelähnliche Masse dicht hinter demselben; *h* Herz; *hAf* hintere Amnionfalte; *vB* Anlage der vorderen Bauchwand am hinteren Leibesende oder hinterer Umschlagsrand; *E* Endwulst der Axengebilde, in dem noch das Medullarrohr z. Th. sichtbar ist.

Hautplatte. Darmfaserplatte. den bleibende Hautplatte *hpl* (obere Muskelplatte, His) und eine mit dem Darmdrüsenblatte *dd* sich vereinigende Darmfaserplatte *df* (untere Muskelplatte, His). Beide diese Platten gehen nach aussen verschmelzend in das mittlere Keimblatt des Fruchthofes über, nach innen dagegen hängen sie bogenförmig unter sich zusammen, welcher Verbindungstheil die Mittelplatte *mp* heisst, und grenzen hier an die Urwirbel (*uw*) und an die zwischen beiden Theilen gelegenen Urnierengänge (*ung*) und absteigenden Aorten (*ao*). Die zwischen den genannten Blättern befindlichen Lücken erstrecken sich canalartig durch die Parietalzone des Embryo. Hinten finden sie sich noch deutlich zu beiden Seiten der hintersten Leibeswand (Figg. 89—91 auf S. 154) und gehen bogenförmig von einer Seite auf die andere über, während sie nach vorn in die anfangs doppelte und später einfache Spaltungslücke auslaufen, in der das Herz seine Lage hat (Fig. 50).

Mittelplatte.

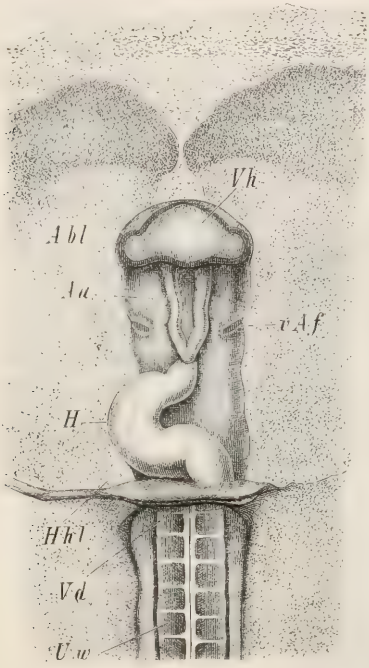


Fig. 105.

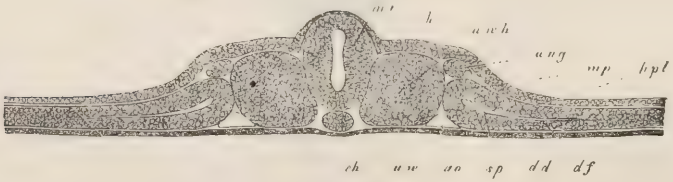


Fig. 106.

Fig. 105. Vorderer Theil eines Embryo von 4,55 mm Länge von unten. *H* Herz; *Aa Arcus aortae; Hhl* Halshöhle; *Vd* vordere Darmpforte; *Uw* Urwirbel; *Abl* Augenblasen; *Vh* Vorderhirn; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte, welche Falte übrigens bis zur Mittellinie sich erstreckt.

Fig. 106. Querschnitt durch einen Hühnerembryo vom zweiten Tage, 90—100mal vergr. *dd* Darmdrüsenblatt; *ch* Chorda; *uw* Urwirbel; *uwh* Urwirbelhöhle; *ao* primitive Aorta; *ung* Urnierengang; *sp* Spalte in den Seitenplatten (erste Andeutung der Pleuroperitonealhöhle), die durch dieselbe in die Hautplatten *hpl* und Darmfaserplatten *df* zerfallen, welche durch die Mittelplatten *mp* untereinander zusammenhängen; *mr* Medullarrohr (Rückenmark); *h* Hornblatt, stellenweise verdickt.

Ein weiteres Stadium zeigt die Fig. 107, einen Querschnitt durch den mittleren Rumpftheil eines Embryo vom Anfange des 3. Tages darstellend (s. auch die Figg. 86 u. 88). Hier haben sich die Hautplatten *hp* mit dem ihnen anliegenden Hornblatte *h* schon stark bogenförmig gekrümmt und zugleich ist der Spaltungsprozess im mittleren Keimblatte über den Bereich des Embryo hinaus eine Strecke weit in den Fruchthof oder den peripherischen Theil der Keimhaut vorgeschritten und hat sich die Fortsetzung der Hautplatten sammt dem Hornblatte etwas erhoben, welche Erhebung die erste Spur der Amnionfalte ist, welche in der Fig. 108 schon weiter gediehen bei *af* zu Tage tritt. Nach innen gehen die Hautplatten bogenförmig durch die Mittelplatten (*mp*) in die Darmfaserplatten *df* über, doch zieht an der Umbiegungsstelle eine Fortsetzung beider und vor Allem der Darmfaserplatte, die Aorten theilweise umgebend, näher an die Mittellinie heran, eine Lage, die als erste Andeutung des Gekröses erscheint. Die Bauchseite des Embryo ist noch wenig vertieft, doch bemerkt man eine

Fig. 107.

Fig. 107. Querschnitt durch ein hinteres Urwirbelpaar eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages. (S. Figg. 86, 87 der S. 154). Vergr. 135mal. *mr* Medullarrohr; *h* Hornblatt; *uw* Urwirbel; *ung* Urnierengang; *ch* Chorda; *hp* Hautplatte; *mp* Mittelplatte; *df* Darmfaserplatte; *p* Bauchhöhle; *ao* Aorta; *dd* Darmdrüsenblatt.

Darmrinne. vom Entoderma *dd* ausgekleidete Furche in der Mittellinie, die Darmrinne.

Im weiteren Verlaufe biegen sich nun, wie die Fig. 108 u. 109 zeigen, die Hautplatten *hp* stark nach unten und gegen die Mittellinie zu, während zugleich die Amnionfalte *af* gegen den Rücken sich erhebt. Das Darm-

Fig. 108.

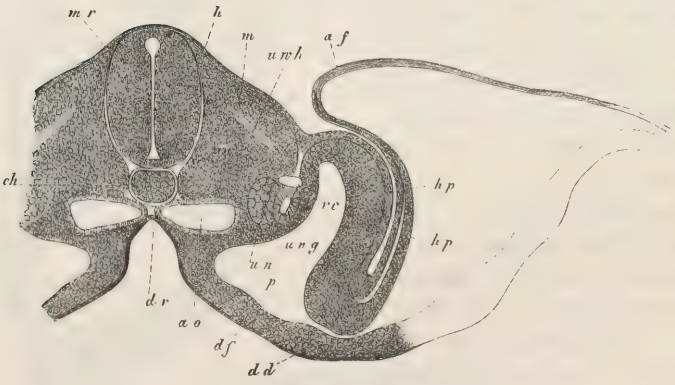


Fig. 109.

faserblatt ist stärker und namentlich an der Umbiegungsstelle in die Hautplatte unterhalb der näher gerückten Aorten verdickt, welcher Theil nun schon eher den Namen der Gekrösplatten oder Mittelplatten (Remak) verdient. Es ist jedoch das Entoderma *dd* in der Mitte der tiefer gewordenen Darmrinne noch immer nicht von einer

Fig. 108. Hälfte eines Querschnittes durch einen Hühnerembryo von 2 Tagen, 90—100mal vergr.

Bezeichnung wie in Fig. 107. Ausserdem *un* Urniere; *m* Muskelplatte; *af* Seitenscheide oder Amnionfalte.

Fig. 109. Querschnitt eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages, 90—100-mal vergr. Buchstaben wie in Fig. 107. *vc Vena cardinalis.*

Fortsetzung der Darmfaserplatten bekleidet, sondern grenzt nach wie vor an die Chorda *ch*, nur dass es jetzt durch die vortretenden Aorten etwas mehr von denselben getrennt ist als früher.

Die Fig. 110 endlich stellt ein Stadium dar, in welchem der Verschluss der Bauchhöhle und des Darmes fast zur Vollendung gediehen ist. Die Bauchhöhle ist durch eine dünne Haut, die primitive Bauchwand *bh*, die aus der Hautplatte und dem Hornblatte besteht, und in das Amnion sich fortsetzt, fast ganz geschlossen und innerhalb derselben liegt der stark rinnenförmige Darmcanal, der mit seinen beiden Häuten, der Darmfaserplatte *df* und dem Darmdrüsenblatte *d* in die entsprechenden Häute der peripherischen Keimschicht übergeht, welche nun schon den Dotter fast ganz umwachsen haben und die Anlage des Dottersackes darstellen. Befestigt wird der Darm durch ein deutliches Gekröse, das von einer vor der Chorda und der Anlage der Wirbelsäule gelegenen Schicht des mittleren Keimblattes ausgeht, welche die nicht dargestellten Wolff'schen Körper, die jetzt unpaare Aorta (*sa*) und die Cardinalvenen (*vc*) einschliesst und nichts anderes ist, als die nach innen gewucherte und zu einer unpaaren Masse verschmolzene ursprüngliche Umbiegungsstelle der Hautplatten in die Darmfaserplatten (Mittelplatten), aus welcher Wucherung auch das Gekröse selbst hervorgeht.

Primitive Bauchwand.

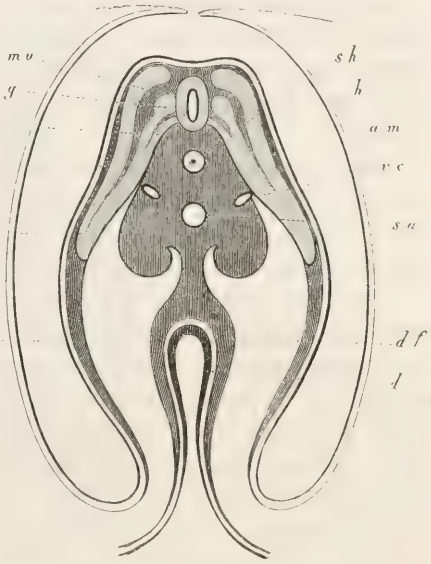


Fig. 110.

Fig. 110. Querschnitt durch den Rumpf eines 5tägigen Embryo in der Nabelgegend. Nach Remak. *sh* Scheide der Chorda; *h* Hornblatt; *am* Amnion, fast geschlossen; *sa* secundäre Aorta; *vc Venae cardinales;* *mu* Muskelplatte; *g* Spinalganglion; *v* vordere Nervenwurzel; *hp* Hautplatte; *up* Fortsetzung der Urwirbel in die Bauchwand (Urwirbelplatte Remak, Visceralplatte Reichert); *bh* Primitive Bauchwand aus der Hautplatte und dem Hornblatte bestehend; *df* Darmfaserplatte; *d* Darmdrüsenblatt, beide hier, wo der Darm im Verschlusse begriffen ist, verdickt. Die Masse um die Chorda ist der in Bildung begriffene Wirbelkörper, die vor den Gefässen enthält in den seitlichen Wülsten die Urnieren und setzt sich in der Mitte ins Gekröse fort.

Schliesslich (verwachsen auch die Hautplatten, von allen Seiten her von vorn und von hinten her) gegen die Mitte der Bauchwand vorschreitend, mit einander, mit Ausnahme Einer noch länger offen bleibenden Stelle, welche nichts anderes ist als der sogenannte Hautnabel oder Leibesnabel, an welchem nach wie vor die primitive Leibeswand in die zwei Lagen des Amnion sich fortsetzt. In ähnlicher Weise schliesst sich gleichzeitig mit dem Leibe auch der Darm durch die sogenannte Darmnaht unter Erhaltung einer dem Hautnabel entsprechenden offenen Stelle, dem sogenannten Darmnabel, an dem die Darmwände durch einen engen Gang, den Dottergang, *Ductus vitello-intestinalis* s. *omphalo-mesentericus*, mit dem Dottersacke sich verbinden.

Hautnabel. Darmnabel. Dottergang.

Während so der Leib und der Darm sich schliessen, entsteht auch das Amnion oder Schafhäutchen, eine zarte durchsichtige Blase, welche am 4. Tage den Embryo des Hühnchens dicht umgibt und von den jeweiligen Rändern des Bauchnabels ausgeht.

Amnion, Schafhäutchen.

Die erste Andeutung dieses Häutchens tritt beim Hühnerembryo sehr frühe auf, gleichzeitig mit der ersten Erhebung des Kopfes und der Bildung eines vorderen Umschlagsrandes und ist nichts anderes als die in mehrfachen Figuren (40, 41, 75) dargestellte Aussenfalte oder vordere Amnionfalte. Rasch wächst nun diese Falte weiter und deckt schon am Ende des 2. Brüttages als Kopfscheide den vordersten Theil des Kopfes zu (Fig. 111 *cAf*). Viel langsamer bilden sich dann auch seitlich und hinten und somit schliesslich in dem ganzen den Embryo umgebenden Theile der Area pellucida solche Falten, seitliche und hintere Amnionfalten, und noch länger dauert es, bis diese Falten so sich erheben, dass sie auch in diesen Gegenden den Leib des Embryo einzuscheiden beginnen, worauf sie dann den Namen Seitenscheiden und Schwanzscheide annehmen. Von der letzteren zeigt die Fig. 104 die erste Spur bei *hAf* und die ersteren stellen die vorhin gegegebenen Figg. 108 und 109 dar. Diese Amnionfalten entstehen dadurch, dass rings um den Embryo herum, mit Ausnahme der Kopfgegend, die Fortsetzung des mittleren Keimblattes oder der Seitenplatten in ähnlicher Weise in zwei Blätter sich spaltet, wie dies im Bereiche des Embryo selbst geschieht. Indem diese Amnion-Spalten sich vergrössern, erhebt sich die von der Rückseite her sie begrenzende Hautplatte sammt dem Hornblatte zur Bildung der Amnionscheiden, während die Darmfaserplatte mit dem Entoderma an dieser Erhebung zwar auch Antheil nimmt, aber nie zu einer vollständigen Umhüllung des Embryo gelangt, wie dies sofort des Näheren dargelegt werden soll.

Kopfscheide. Seitenscheiden. Schwanzscheide.

Der Verschluss des Amnion beim Hühnchen geschieht in einer eigenthümlichen Weise, die bis jetzt allein His (Nr. 12) richtig geschildert hat. Nachdem die Kopfscheide in einer gewissen Länge als Umschlagsrand sich gebildet hat, treten die Seitenscheiden gegen die Mitte vor und verwachsen in einer linienförmigen Naht, der Am-

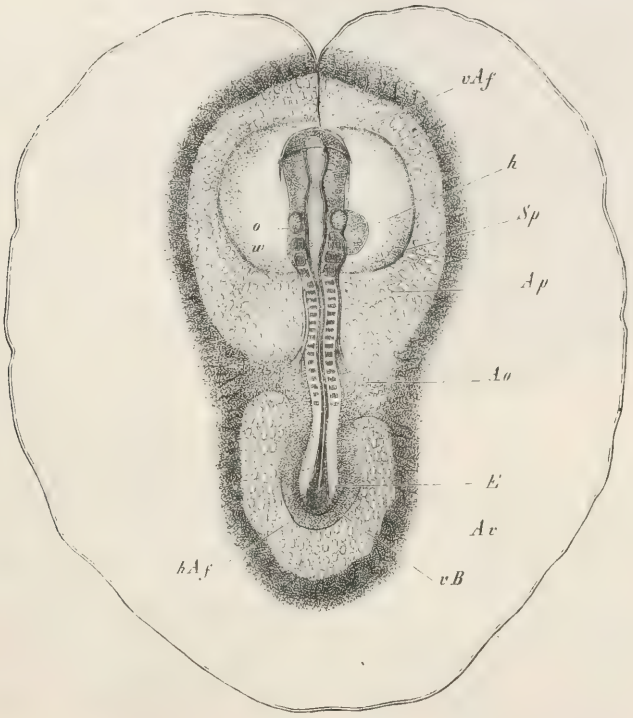


Fig. 111.

Fig. 111. Embryo vom Ende des 2. Tages mit 17 Urwirbeln, der *Area pellucida* und der *Area vasculosa* mit der Randvene, etwa $6^1/_2$mal vergr. Länge des Embryo 5,61 mm, Durchmesser der *Area vasculosa* 9,5 mm. Die Gefässe waren überall gut entwickelt, sind jedoch nur in der *Area pellucida* dargestellt. *vAf* vordere Amnionfalte, den Kopf schon etwas bedeckend (Kopfscheide); *Ap Area pellucida*; *Sp* Spaltungslücke im mittleren Keimblatte, die z. Th. Halshöhle ist und das Herz enthält, z. Th. Spalte zwischen der Amnionfalte und der Wand des späteren Dottersackes; *Ao Arteriae omphalo-mesentericae*; *o* Ohrgrübchen; *w* wirbelähnliche Masse dicht hinter demselben; *h* Herz; *hAf* hintere Amnionfalte; *vB* Anlage der vorderen Bauchwand am hinteren Leibesende oder hinterer Umschlagsrand; *E* Endwulst der Axengebilde, in dem noch das Medullarrohr z. Th. sichtbar ist.

Amnionnaht. nionnaht, die man, auch nachdem sie gebildet ist, noch leicht erkennt, weil in ihr die Substanzlage dicker ist und oft selbst eine Art Wulst darstellt, den Schenk zuerst beschrieben hat (Nr. 214). Diese Amnionnaht verwächst von vorn nach hinten, bis sie am hintersten Ende des Embryo mit der nie ein gewisses geringes Maass überschreitenden Schwanzscheide zusammenstösst. Als letzte Spur des noch nicht ganz geschlossenen Amnion findet sich dann hier eine kleine birnförmige länglichrunde und zuletzt rundliche Lücke dicht über dem Schwanzende des Embryo (Fig. 112). Diesem zufolge macht sich hier der Verschluss des Amnion in einer etwas anderen Weise als dies nach den Erfahrungen von Bischoff, denen ich mich anschliesse (s. unten), bei Säugethieren der Fall ist.

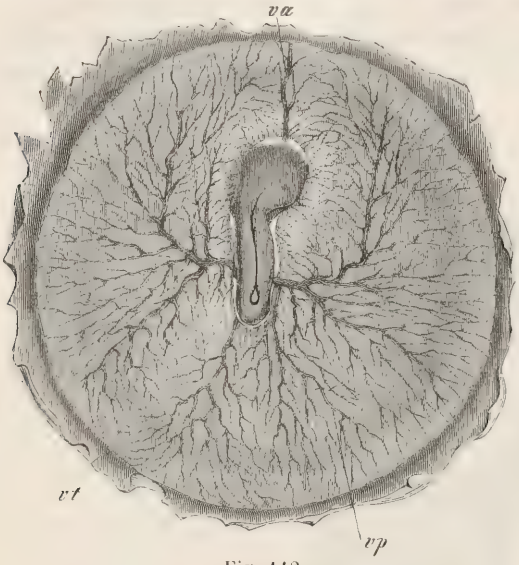


Fig. 112.

Vor dem Kopfende des Embryo, woselbst in der Area pellucida eine Fortsetzung des mittleren Keimblattes des Embryo fehlt, besteht die Amnionscheide ursprünglich nur aus dem Hornblatte (s. Fig. 86), doch wäre es möglich, dass hier später auch eine Mesodermalage aufträte, wie dies auch bei der Kopfkappe der Fall zu sein scheint.

Die vorhin geschilderte Amnionnaht, von der auch die Fig. 113

Fig. 112. Blastoderma eines Hühnerembryo von 3 Tagen, 4mal vergr. von der Rückseite. Ueber den Rücken des Embryo verläuft von der rechten Kopfseite her die Naht des Amnion bis nahe zum hinteren Leibesende, wo das Amnion noch offen ist. Umgeben und theilweise bedeckt ist der Embryo von der allgemeinen Kappe, bestehend aus den zwei inneren Blättern des Blastoderma mit den *Vasa omphalo-mesenterica*. Uebrigens ist der Embryo auch noch bedeckt von der serösen Hülle, die nicht dargestellt werden konnte, aber mit stärkeren Vergrösserungen ganz gut sichtbar ist. Die Gefässe sind eine *Vena vitellina anterior va*, eine *Vena vitellina posterior vp*, ein schon sehr dünn gewordener *Sinus terminalis vt* und 2 *Art. omphalo-mesentericae* seitlich, neben denen noch die nicht dargestellten *Venae vitellinae laterales* liegen.

eine Darstellung gibt, liegt beim Hühnchen nicht in der Mittellinie des Rückens Fig. 113). Da nämlich während des Verschlusses des Amnion am

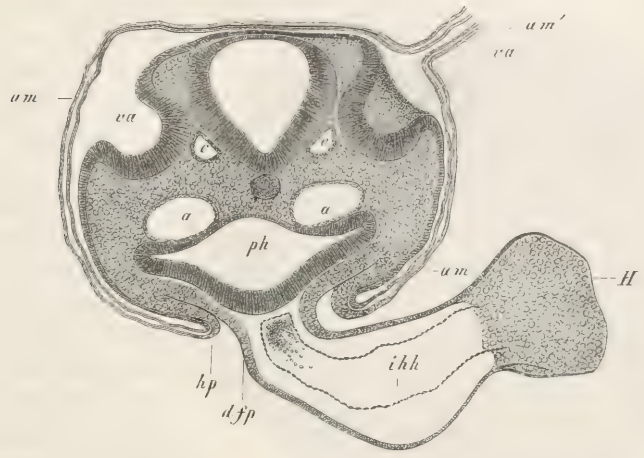


Fig. 113.

3. Tage die unten zu besprechende Drehung des Kopfes von links nach rechts eintritt, so dass derselbe bald seine linke Seite dem Dotter zuwendet, so kommt die Amnionnaht am Kopfe auf die rechte Seite zu liegen und zieht dann von hier nach und nach gegen die Mittellinie des Rückens herüber, woselbst sie am hinteren Rumpftheile ihre Lage hat. Uebrigens erhält sich diese Naht nicht lange, sondern löst sich später in der Art, dass der äussere Theil der Amnionscheiden sich abtrennt und eine zusammenhängende Haut darstellt, die v. Baer die seröse Hülle genannt hat. Von dem Momente dieser Lösung an ist auch das Amnion eine ganz selbständige Blase, die nur mit dem Nabel des Embryo zusammenhängt. In der Fig. 114 sind an einem ganzen Hühnereie schematisch die Verhältnisse beider dieser Hüllen im Querschnitte dargestellt und erkennt man, dass zwischen dem Amnion,

Seröse Hülle.

Fig. 113. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal. *Am* Amnion mit seinen zwei Lamellen; *am'* Amnionnaht, nicht ganz ausgezeichnet, auf der rechten Seite des Kopfes gelegen; *va* Gehörgruben weit offen; *a Aorta descendens*; *c* Wurzel der *Vena cerebralis inferior*; *hp* Hautplatte der seitlichen Leibeswand, in das Amnion übergehend; *ph* Pharynx; *dfp* Darmfaserplatte des Schlundes in die äussere Herzhaut übergehend und ein hinteres Herzgekröse darstellend; *H* Herz; *ihh* innere Herzhaut (Endothel).

der serösen Hülle und dem Dottersacke ein Raum sich befindet, den wir als Höhle des Blastoderma bezeichnen wollen.

Höhle des Blastoderma.

In dieselbe Zeit wie die Entstehung des Amnion fällt auch die Bildung der sogenannten allgemeinen Kappe (v. Baer) oder des falschen Amnion von Wolff, deren Verhältnisse schon v. Baer treffend geschildert hat. Löst man ein Blastoderma von der zweiten Hälfte des dritten Brüttages oder vom 4. Tage mit dem Embryo ab und betrachtet man dasselbe von der Bauchseite, so sieht man keinen Theil des Embryo mehr mit Ausnahme der mehr weniger geschlossenen Darmrinne und erscheinen der Kopf, die Seitentheile und das Schwanzende von einer gefässhaltigen Haut bedeckt, welche von den Gesammträndern der Darmrinne ausgeht und in ihren einzelnen Abschnitten die Namen Kopfkappe, Schwanzkappe, Seitenkappen erhalten hat. Besichtigt man einen solchen Embryo von der Rückseite (Fig. 115), so findet man, dass diese allgemeine gefässhaltige Kappe bis in die Höhe des Rückens des Embryo sich erhebt, jedoch die Mitte des Rückens breit frei lässt, in welcher Gegend unter dem Mikroskope leicht oberflächlich die seröse Hülle und tiefer das Amnion mit der Amnionnaht und einer bald grösseren, bald kleineren, noch nicht geschlossenen Lücke dieser Haut erkannt wird. Untersucht man ferner die Gefässe dieser allgemeinen Kappe, so ergibt sich, dass dieselben nichts anderes sind als die Stämme der Arterien und Venen des Gefässhofes sammt der Verästelung derselben,

Allgemeine Kappe v. Baer. (Falsches Amnion).

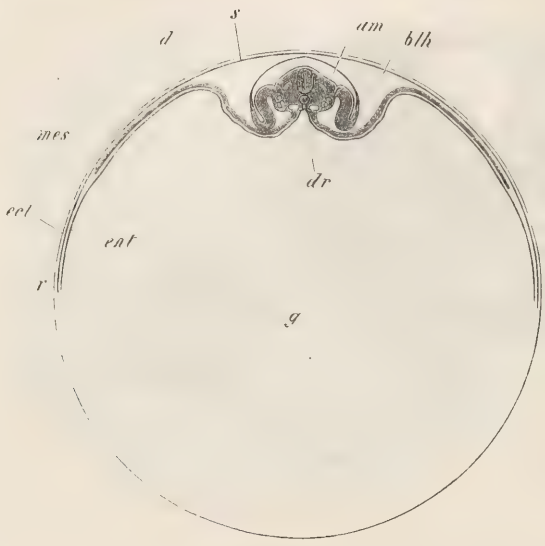


Fig. 114.

Fig. 114. Ein Hühnerdotter mit dem Embryo und Blastoderma vom 3. Tage im Querschnitte. Der Embryo ist viel zu gross dargestellt. *r* Rand des Blastoderma oder des Dotterhofes, aus dem Ectoderma *ect* und Entoderma *ent* bestehend. *mes* Rand des Mesoderma oder des Gefässhofes. *s.* Seröse Hülle; *dr* Darmrinne; *am* Amnion; *blh* Höhle des Blastoderma; *d* Dotterhaut; *g* gelber Dotter.

die am 2. Tage rings um den Embryo in Einer Ebene mit demselben sich befanden, woraus hervorgeht, dass die genannte Kappe nichts anderes ist, als ein Theil der tieferen Lage des Blastoderma des Fruchthofes, bestehend aus der Darmfaserplatte und dem Entoderma, welche jetzt faltenartig den Embryo umgeben. Noch besser erkennt man diese Verhältnisse aus Querschnitten und Längsschnitten, und zeigen solche (Fig. 117), dass der Embryo in diesem Stadium wie in eine Grube des Blastoderma eingesunken ist.

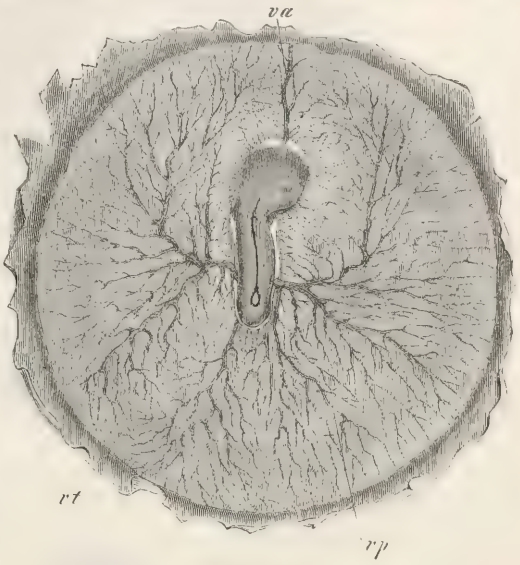


Fig. 115.

Die Bildung der eben geschilderten allgemeinen Kappe hängt mit der Gestaltung des Amnion zusammen und beginnt gleichzeitig mit der Entstehung dieser Haut. Verfolgt man die Verhältnisse näher, so erhält man den Eindruck, als ob die Amnionfalten bei ihrer Entstehung die tieferen Lagen des Blastoderma mitzögen. Später werden die Amnionfalten, zugleich mit der Entstehung und Vergrösserung der Amnionspalte im mittleren Keimblatte, selbständig und wuchern dann für sich über den Rücken des Embryo hin, während die Kappen zurück bleiben und eine gewisse Grenze nicht überschreiten. Hat sich dann endlich das Amnion ganz geschlossen und von der serösen Hülle getrennt, so bildet sich auch die Kappe zurück, ihre Falten schwinden und liegt am

Fig. 115. Blastoderma eines Hühnerembryo von 4 Tagen, 4mal vergr. von der Rückseite. Ueber den Rücken des Embryo verläuft von der rechten Kopfseite her die Naht des Amnion bis nahe zum hinteren Leibesende, wo das Amnion noch offen ist. Umgeben und theilweise bedeckt ist der Embryo von der allgemeinen Kappe, bestehend aus den zwei inneren Blättern des Blastoderma mit den *Vasa omphalo-mesenterica*. Uebrigens ist der Embryo auch noch bedeckt von der serösen Hülle, die nicht dargestellt werden konnte, aber mit stärkeren Vergrösserungen ganz gut sichtbar ist. Die Gefässe sind eine *Vena vitellina anterior va*, eine *Vena vitellina posterior vp*, ein schon sehr dünn gewordener *Sinus terminalis vt* und 2 *Art. omphalo-mesentericae* seitlich, neben denen noch die nicht dargestellten *Venae vitellinae laterales* liegen.

Fig. 116.

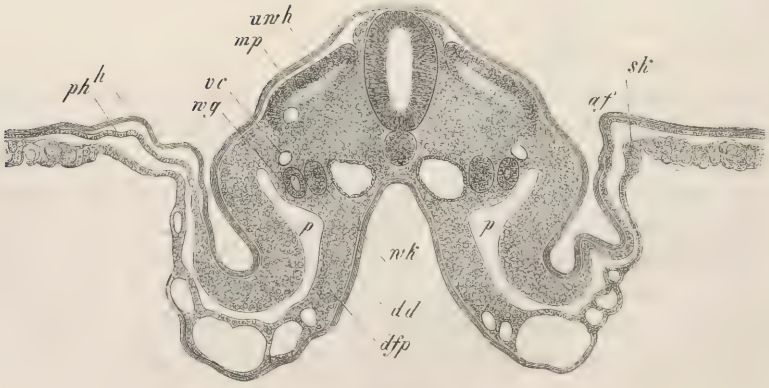


Fig. 117.

Fig. 116. Gefässhof eines Hühnerembryo von 3 Tagen, von der Bauchseite 4mal vergr. Der Embryo ist, von dieser Seite besehen, ganz von den tieferen Lagen des Blastoderma, dem Darmdrüsenblatte und der Darmfaserplatte bedeckt, welche um ihn sich herumschlagen und die sogenannten Leibeskappen bilden. Einzig und allein die Darmrinne ist in der Mitte des Embryo sichtbar und wie aus dieser heraus kommen die *Arter. omphalo-mesentericae.* Die Gefässverzweigungen im Gefässhofe sind nur übersichtlich dargestellt, so dass nicht alle Einzelnheiten erkennbar sind, vor Allem nicht die *Venae vitellinae laterales* und *Vena vitellina anterior. vt Vena terminalis; vp Vena vitellina posterior.*

Fig. 117. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Hühnerembryo vom 3.

5. Tage der Embryo nur von der serösen Hülle und dem Amnion bedeckt auf dem Blastoderma oder dem sich entwickelnden Dottersacke Fig. 144).

Ein sehr wichtiges Organ ist die fast gleichzeitig mit dem Amnion auftretende *Allantois* oder der Harnsack, welche das Secret der Urnieren oder der Wolff'schen Körper aufnimmt und somit ihren Namen mit Recht trägt. Später wird jedoch diese Blase beim Hühnerembryo wesentlich als Respirationsorgan verwendet, während sie beim Säugethierembryo vor Allem zur Herstellung einer Verbindung zwischen Mutter und Frucht dient und ganz besondere Schicksale erleidet, wesshalb auch hier nicht mehr als nöthig von den Verhältnissen der Allantois der Vögel die Rede sein kann. Allantois.

Die eben gebildete Allantois des Hühnerembryo ist ein birnförmiges Bläschen, das mit einem hohlen Stiele, dem Harngange, *Urachus*, aus der unteren Wand des Hinterdarmes entspringt und selbst ausserhalb des Leibes des Embryo dicht vor der Beckenbucht und unterhalb der hinteren Darmpforte auf der rechten Seite seine Lage hat. Dieses Gebilde besteht aus zwei Schichten, einer innern dünnern Epithelialauskleidung, welche die Fortsetzung des Darmepithels ist und einer äusseren dickeren Gefässe führenden Lage, welche mit der Darmfaserplatte des Hinterdarmes verbunden ist. Die Gefässe stammen von dem Theile der primitiven Aorten, welche, neben der Allantois um den Rand der Beckenbucht sich herumschlagend, in den Fruchthof ausstrahlen s. Pander, Beiträge, Taf. VIII, und heissen, wenn sie grösser geworden sind, die Nabelarterien, *Art. umbilicales*. Die Venen gehen zu den Venen der seitlichen Bauchwände und stellen später zwei Nabelvenen, *Venae umbilicales*, dar. Urachus. *Vasa umbilicalia.*

Die erste Entwicklung der Allantois ist am sorgfältigsten von His. Dobrynin, Bornhaupt und vor Allem von Gasser untersucht worden und kann ich in allem Wesentlichen die Angaben des Letztgenannten bestätigen. Da dieselbe vor Allem aus Längsschnitten verständlich wird, so verweise ich auf nebenstehende Figuren. Fig. 118 zeigt einen Längsschnitt durch das hinterste Ende eines Embryo von der zweiten Hälfte des zweiten Tages. *S* ist der schon früher an Querschnitten beschrie-

Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40mal. *Af* Amnionfalte; *Sk* Seitenkappe; *mp* Muskelplatte; *dr* Darmrinne; *vc Vena cardinalis*; *wg* Wolff'scher Gang; *wk* Wolff'sche Drüse; *p* Peritonealhöhle; *h* Hornblatt; *dd* Darmdrüsenblatt; *dfp* Darmfaserplatte; *uwh* Rest der Urwirbelhöhle.

bene Endwulst, in welchem Chorda und Medullarrohr. miteinander verschmolzen, in eine zusammenhängende Masse übergehen, an der auch das Ectoderma undeutlich ist und die somit auf dem Standpuncte der früheren Axenplatte sich befindet. An der Bauchfläche dieses Endwulstes oder der Anlage des Schwanzendes liegt vorn eine kleine Vertiefung *ed*, die erste Andeutung des Enddarmes, und hinten eine grössere enge Bucht *(all)* von 0,28 mm Tiefe, die nichts anderes als die erste Spur der Allantois ist. Hinter dem Endwulste geht der Embryo in das Blastoderma der Area pellucida über, an welchem das Mesoderma wie weiter vorn in eine Hautplatte *(hpl* und eine Darmfaserplatte *(dfp)* gespalten ist, die durch eine Spalte *sp* von einander gesondert erscheinen.

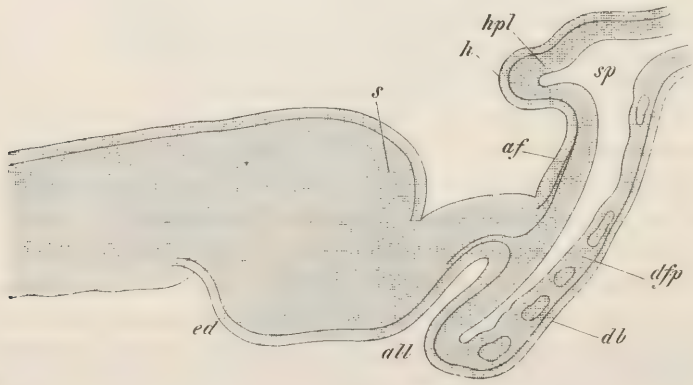


Fig. 118.

Weitere Stadien zeigen die Figg. 119 und 120, aus denen sich ergibt, dass die Allantoisanlage allmälig nach vorn geschoben wird, indem einerseits der sie von hinten begrenzende Wulst oder Umbiegungsrand der tieferen Lagen des Blastoderma, der nichts als ein Theil der späteren vorderen Darmwand ist, sich nach vorn umbiegt, andrerseits der Endwulst oben und nach hinten in einen Fortsatz auswächst, in dem man leicht die Anlage des Schwanzfortsatzes erkennt. Schon in der Fig. 119 steht die Allantois so, dass sie von der vorderen Wand des Enddarmes ausgeht, und noch deutlicher wird dies auf der nächsten

Fig. 118. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo v. 3. Tage. 60mal vergr. *ed* Enddarmanlage; *s* Schwanzende des Embryo, *all* Allantoisanlage; *af* Amnionfalte, *h* Hornblatt derselben, *hpl* Hautplatte derselben; *dd* Darmdrüsenblatt; *dfp* Darmfaserplatte, welche beide in die tieferen Lagen des Blastoderma hinter dem Embryo übergehen, die später zum Dottersack sich umwandeln. *sp* Spalte im Mesoderma des Blastoderma.

Stufe Fig. 120, die als novum eine Verdickung der Wand der Allantois zeigt, die mit Gasser als Allantoishöcker bezeichnet werden kann. Hat die Allantois die in der Fig. 120 dargestellte Entwicklung erreicht, so sind ihre Beziehungen zum Enddarme hinreichend klar und bemerke ich nur, dass die Höhle der Blase in diesem Stadium 0,34 mm in der Höhe, ihre Breite an der Basis 0,25, die Länge des Allantoishöckers 0,17 mm. die Dicke des Epithels 26—30μ und die Dicke der unteren Wand 0,049—0,114 mm betrug. Allantoishöcker.

Fig. 119.

Fig. 120.

Fig. 119. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo vom 3. Tage. Osmiumpräparat, stark geschrumpft. Vergr. 150mal. *d* Hintere Darmpforte; *d'* Enddarm; *cl* Cloakenhöcker; *al* Allantoisanlage; *am* Amnionfalte; *dg* Anlage des späteren Dotterganges d. h. Umbiegung der Darmwand in die tieferen Lagen des Blastoderma.

Fig. 120. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Embryo von 2 Tagen und 16 Stunden. Vergr. 33mal. *d* Hintere Darmpforte; *d'* Ende des Hinterdarmes; *al* Höhle der Allantois; *al'* Allantoishöcker; *dg* Wand des späteren Dotterganges, d. h. Uebergang der Darmwand in die tieferen Lagen des Blastoderma, die später den Dottersack liefern. *am* Ursprung des Amnion vom hinteren Ende der Allantoisanlage. In der Tiefe der Spalte zwischen Amnion und dem Schwanzende *s* bildet sich später der After; *cl* Cloakenhöcker; *ch* Chorda; *mr* Medullarrohr; *uw* Urwirbel.

Die sich entwickelnde Allantois ist dem Gesagten zufolge in allen Stadien hohl, ja es ist eigentlich die Höhlung, mit anderen Worten ein vom Entoderma ausgekleideter kleiner Blindsack das erste, was man von dem Organe wahrnimmt. Zu diesem Blindsacke kommt dann in zweiter Linie eine vom mittleren Keimblatte abstammende äussere Lage, die Faserhaut der Allantois, welche jedoch erst später so von den benachbarten Theilen sich abgrenzt, dass die Allantois auch von aussen als ein besonderes Organ erscheint. Diese äussere Hülle stammt in ihrer vorderen (oberen) Wand, die zuerst als hintere Begrenzung erscheint, von der Uebergangsstelle zwischen der Hautplatte und Darmfaserplatte am hinteren Ende des Embryo oder einem Theile des mittleren Keimblattes, den man auch hier Mittelplatte nennen könnte. Die hintere (untere) Wand dagegen, die anfangs die vordere Begrenzung der Allantoisanlage bildet, ist eine mittelbare Fortsetzung der Wand des Hinterdarms. Die Höhle, in die die Allantois sich hinein entwickelt, ist eine Spaltungslücke im mittleren Keimblatte, Fortsetzung der Lücke, die bei der Bildung des Amnion rings um den Embryo auftritt und gestaltet sich auch hier die obere Wand der Lücke zum Amnion und zur serösen Hülle, die untere zur Wand des Darmes und des Dottersacks.

Eine besondere Beachtung verdient nun übrigens noch die Art und Weise, wie der Enddarm und die Beckenhöhle ihre vorderen Wandungen erlangen, indem hier ganz andere Vorgänge Platz greifen, als am vorderen Leibesende. Dort bilden einfach alle drei Keimblätter miteinander einen Umschlagsrand und legen sich somit die vordere Darmwand und die vordere Leibeswand gleichzeitig an. Anders am hinteren Leibesende, woselbst vor der Bildung der betreffenden vorderen Wandungen das mittlere Keimblatt in zwei Lagen sich spaltet und die tiefere Lage, bestehend aus der Darmfaserplatte und dem Darmdrüsenblatte, zuerst allein vorwächst und eine vordere Darmwand bildet. Der hinterste Theil dieser vorderen Darmwand ist die Allantoisanlage, und erst nachdem diese eine bedeutende Entwicklung erlangt hat, erkennt man, dass die hinter ihr gelegene Zone, von der die Amnionfalte ausgeht, nach und nach zur vorderen Beckenwand sich gestaltet (Figg. 119, 120), während zugleich die Allantois von ihrer Verbindung mit der Amnionfalte sich trennt. Bevor dies geschehen ist, scheint die Allantois einen Theil der vorderen Beckenwand zu bilden und hängt auch in der That mit derselben zusammen, wie die Figg. 121, 122 dies zeigen.

Betrachtet man die Allantois von der Fläche, so erscheint dieselbe in frühen Stadien so, wie die Fig. 122 dies zeigt und hebe ich

den bisherigen Angaben gegenüber hervor, dass dieselbe schon sehr früh eine schiefe Stellung mehr nach rechts darbietet, auch anfänglich mehr kegelförmig ist, wie dies schon von Baer hervorhebt. Von einer ursprünglich doppelten Anlage der Allantois, wie sie Reichert, Remak, Bischoff annahmen und wie sie auch Gasser insoweit bestätigt, als er wenigstens den Allantoishöcker doppelt fand, habe ich hie und da Andeutungen gesehen, doch sah ich an Flächenbildern die Allantois-

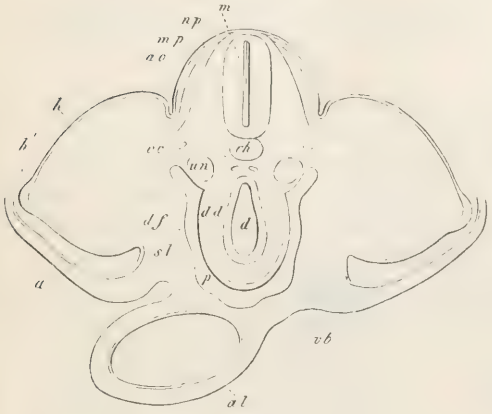


Fig. 121.

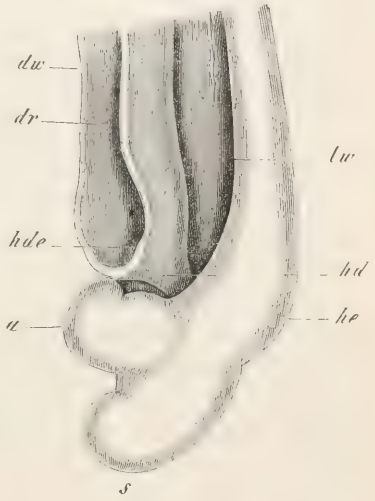


Fig. 122.

Fig. 121 Querschnitt durch die Beckengegend und Allantois eines Hühnerembryo mit eben hervorsprossenden hinteren Extremitäten (vom 5. Tage), etwa 30mal vergr. *ch* Chorda; *m* Medullarrohr; *ao* hintere Aorten (Schwanztheil), die in die *Art. umbilicales* sich fortsetzen; *vc Venae cardinales*; *un* Urnieren; *mp* Muskelplatte, etwas in die Extremitätenanlage sich hinein erstreckend; *np* Hautplatte des Rückens; *h* Hornblatt; *h'* stark verdickte Stelle desselben an der Spitze des Extremitätenstummels; *a* Amnion (nicht ausgezeichnet) mit seinen beiden Lagen, dem Hornblatte und der Hautplatte; *d* Höhle des Hinterdarms; *dd* Darmdrüsenblatt oder Epithel; *df* Darmfaserplatte, an der aussen schon die Serosa deutlich ist, den Darm nicht ganz umgebend: *p* Peritonealhöhle; *sl* seitliche Leibeswand in *vb*, die vordere Bauchwand übergehend; *al* Allantois mit der Bauchwand noch verbunden und von einer dünneren Fortsetzung des Darmdrüsenblattes ausgekleidet.

Fig. 122. Hinteres Ende eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Tages mit abgelöstem Amnion und getrennter Verbindung des Darmes mit dem Blastoderma. Vergr. 20mal. *a* Allantois; *s* Schwanzende; *dr* Darmrinne; *dw* Darmwand; *hde* hinterer Darmeingang; *hd* Hinterdarm; *lw* seitliche Leibeswand; *he* Anlage der hintern Extremität.

anlage auch einfach und vermag ich vorläufig auf eine Duplicität der Allantoishöcker kein grösseres Gewicht zu legen.

Ist die Allantois weiter entwickelt, so erscheint sie kugelförmig und zieht sich bald in einen deutlichen Stiel aus. Zugleich legt sie sich entschieden auf die rechte Seite des Embryo und wird bald zu einer grossen gefässreichen Blase, die ihre Lage zwischen Amnion, Dottersack und seröser Hülle hat und deren weitere Schicksale hier nicht geschildert werden können.

Urnieren. Die Urnieren entwickeln sich beim Hühnchen am Ende des zweiten und am dritten Tage, sind jedoch in ihren ersten Zuständen noch sehr wenig erforscht.

Wolff'scher Gang. Das erste, was von dieser Drüse sichtbar wird, ist der Urnierengang oder Wolff'sche Gang, der, wie wir schon früher sahen, in der zweiten Hälfte des zweiten Tages durch Abschnürung einer kleinen Zellenmasse der Seitenplatten sich bildet und bei seinem ersten Auftreten noch keine Höhlung enthält. Dieser Gang entsteht zuerst in der Gegend der vorderen (4.—5.) Urwirbel und entwickelt sich von hier aus rasch nach hinten, so dass er schon am Ende des 2. Tages eine ansehnliche Länge hat und fast bis zu den letzten Urwirbeln sich erstreckt. Was die Urniere selbst anlangt, so meldet Remak (S. 59) folgendes: »Am dritten Tage zeigt sich nach innen von dem Urnierengange innerhalb einer dünnen Blastemschicht, die dem Urnierengange zugleich als Scheide dient, jederseits eine beinahe die ganze Länge der Bauchhöhle einnehmende Reihe durchscheinender runder Körperchen von circa $^1/_{40}$''' Durchmesser, die anfangs solid sind, alsbald aber sich in Bläschen umwandeln. Diese Bläschen erweisen sich als die Anlagen der aus epithelialen Zellen bestehenden Quercanälchen, indem sie sich verlängern und in den Urnierengang einmünden. Bevor diese Einmündung zu Stande kommt, erscheint an den, der Mittellinie des Körpers zugewendeten freien Enden der Bläschen eine zweite Reihe runder, durchscheinender, solider, aus Zellen zusammengesetzter Körper von gleichem Umfange, die die Grundlage der Malpighi'schen Gefässknäuel des Organes sind. Doch lassen sich die Gefässe in ihnen erst am 5. Tage wahrnehmen, wenn die Quercanälchen, mit denen sie in Verbindung bleiben, eine gewisse Länge erreicht haben«.

So weit Remak, von dem noch bemerkt werden kann, dass er die eben angelegte Urniere ungefähr so zeichnet (Taf. VIII, Figg. 2. 3) wie Bischoff die des Hundes (s. unten). Was mich anlangt, so habe ich mich lange Zeit vergeblich bemüht, der Entwicklung der Urniere auf die Spur zu kommen und habe ich erst am Schlusse des Sommers 1875, als ich

das Manuscript dieses Werkes zum Drucke fertig stellte, die entscheidenden Beobachtungen gemacht, die jedoch vorläufig nicht über eine gewisse Grenze hinaus verfolgt werden konnten.

Um es kurz zu sagen entstehen die Urnieren von der Bauchhöhle aus als Wucherungen der Mittelplatten, welche unterhalb der Urnierengänge, zwischen denselben und den Aorten, gegen die Seitentheile der Urwirbel sich entwickeln und bis an dieselben heranreichen (Figg. 123, 124). Diese Urnierenschläuche besitzen Keulen- oder

Urnierenschläuche.

Fig. 123

Kolbenform und münden durch schwer zu erkennende, rundliche, leicht erweiterte Oeffnungen in die Bauchhöhle, während ihre innere Höhlung sehr eng ist und nur in günstigen Fällen deutlicher zur Anschauung kommt und z. B. in den Figg. 123, 124 nicht sichtbar war. Ueberhaupt sind die Verhältnisse dieser Schläuche nur an feinen Schnitten, am besten an Osmiumpräparaten zu erkennen und blieben mir und anderen aus diesem Grunde so lange verborgen. Denn an etwas dickeren Schnitten erscheinen dieselben nicht anders als in der Fig. 107, woselbst die zwischen dem Urnierengange und der Aorta liegende Quermasse, die Ur-

Fig. 123. Querschnitt Nr. 19 von hinten) eines Hühnerembryo von 2 Tagen und 6 Stunden. Vergr. 282mal. *mp* Mittelplatte; *dfp* Darmfaserplatte; *hp* Hautplatte; *p* Peritonealhöhle; *wg* Wolff'scher Gang; *wk* Anlage der Wolff'schen Drüsenschläuche (Urnierenschlauch); *ao* Aorta; *uw* Urwirbel.

wirbel und Mittelplatten zu verbinden scheint, die fraglichen Schläuche darstellt.

Nachdem die Urnierenschläuche eine zeitlang bestanden haben, setzen sie sich mit dem Urnierengange in Verbindung und stellen dann Sförmig gebogene Gebilde dar, wie sie die Fig. 125 wieder gibt, die immer noch mit der Mittelplatte zusammenhängen und auch noch eine Mündung besitzen und die erste Anlage der Urniere darstellen, die demnach nicht so einfach gebaut erscheint, wie Remak gezeichnet hat. Wie

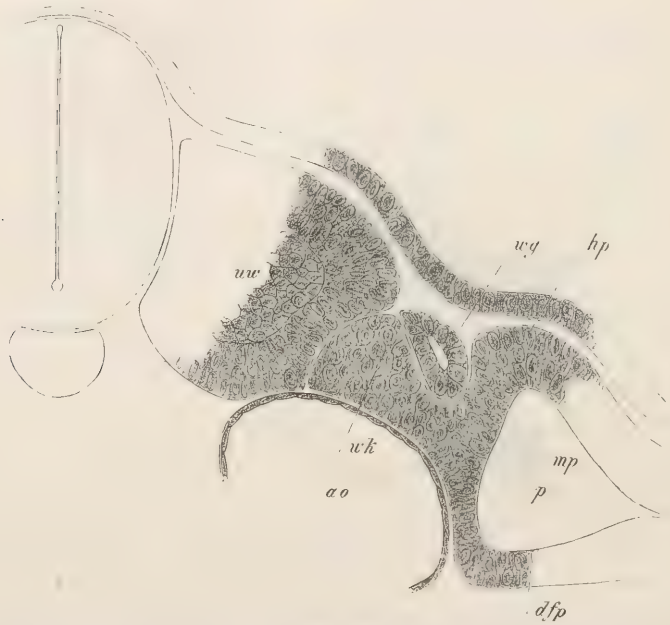


Fig. 124.

diese erste Anlage der Urniere weiter sich entwickelt, habe ich Schritt für Schritt zu verfolgen noch keine Musse gehabt und kann ich für einmal nur so viel sagen, dass bei Embryonen des 4. Tages mit gut entwickelten Extremitäten die Urnierenanlagen bereits von den Mittelplatten sich gelöst haben und keine Spur der früheren Mündungen mehr erkennen lassen. Um diese Zeit gehen von dem stärker gewordenen Urnierengange von Stelle zu Stelle hohle Gänge aus, die nach kurzem Verlaufe zu der Anlage eines Malpighi'schen Glomerulus führen, an der

Fig. 124. Querschnitt desselben Embryo Nr. 25. Vergr. 283mal. Buchstaben wie in Fig. 123.

deutlich ein eingestülptes Epithelialrohr von einem äusseren Blastemzapfen zu unterscheiden ist.

Noch bemerke ich erstens, dass die von mir eben beschriebenen Urnierenschläuche und die von Romiti Nr. 205) geschilderten Ausstülpungen der Bauchhöhle, aus denen er fälschlich die Urnierengänge sich bilden lässt, offenbar dasselbe sind und zweitens, dass meine Urnierenschläuche wohl unzweifelhaft als Homologa der »Trichter«

Fig. 125.

sich darstellen werden, welche in neuester Zeit durch die Untersuchungen von Semper, Balfour und W. Müller vom Harnapparat der Fische und durch Spengel und Fr. Meyer auch von demjenigen der Amphibien bekannt geworden sind.

Anm. Ich gebe hier über die Entwicklung der Urnieren des Hühnchens noch einiges Detail. Ein Hühnerembryo von 2 Tagen und 6 Stunden mit noch weit offener Linsengrube und Ohrbläschen wurde in Ueberosmiumsäure erhärtet und in 66 Schnitte zerlegt, welche von hinten nach vorn numerirt wurden.

Fig. 125. Querschnitt Nr. 41 desselben Embryo, der in den Figg. 123 und 124 dargestellt ist. Vergr. 286mal. Buchstaben wie oben; *m* Mündung des Urnierenschlauches; *mp* Muskelplatte; *vc Vena cardinalis.*

Der 12. Schnitt von hinten zeigte zum ersten Male den Urnierengang noch ohne Höhlung als ein Zellenhäufchen von 19 μ Durchmesser, welches auffallend tief zwischen der Mittelplatte und dem Urwirbel lag und dieselben von einander schied. Allmälig rückte der Gang nach hinten und bekam vom Schnitte 16 an auch eine Höhlung und wurde grösser, so dass im Schnitte 24 die Breite 45 μ, die Dicke 26 μ und das Lumen 7,6 μ betrug. Lange vorher waren aber auch schon die Urnierenschläuche aufgetreten, und zwar andeutungsweise schon in den Schnitten 12—15, deutlicher in den Nr. 16—24, in welchen Schnitten jedoch die Abgrenzung der Urnierenschläuche von den Urwirbeln noch keine scharfe war. Mit dem Schnitte 25 schieden sich jedoch beide diese Theile scharf und im Schnitte 36 zeigte sich dann auch zuerst die Verbindung eines Urnierenschlauches mit dem Wolff'schen Gange, welche Verbindung bis zum Schnitte 43 sich erhielt. In den Schnitten 44—49 endlich erschien die Urnierenanlage wie verkümmert von verschiedener und wechselnder Entwicklung auf beiden Seiten, und im Schnitte 50 war dieselbe nicht mehr vorhanden. Zur Fixirung der Stelle, bis zu der die Urnierenanlage in diesem Embryo reichte, bemerke ich, dass im Schnitte 47 das Amnion geschlossen und seine Naht auf der rechten Seite lag, mithin der Vorderleib hier schon gedreht war, und dass im Schnitte 48 die Aorten verschmolzen waren, sowie dass im Schnitte 53 das Herz auftrat.

§ 17.

Krümmungen des Leibes, Mund, After, Kiemenbogen und -spalten, höhere Sinnesorgane, Extremitäten.

Gleichzeitig mit der Ausbildung von Amnion und Allantois entwickelt der Leib des Hühnerembryo eigenthümliche Krümmungen, die als Drehungen um die Queraxe und solche um die Längsaxe bezeichnet werden können. Die Drehungen um die Queraxe geschehen so, dass der Leib nach der Bauchseite sich zusammenkrümmt und schliesslich so stark sich biegt, dass Kopf und Schwanz sich nahezu berühren. Diese Krümmungen beginnen am Kopfe schon am 2. Tage (Fig. 104), werden jedoch erst am Anfange des 3. Tages stärker und stellt sich jetzt die sogenannte vordere Kopfkrümmung ein (Fig. 126), indem der vordere Kopftheil unter rechtem Winkel sich umbiegt, sodass die Gegend des Mittelhirns den erhabensten Theil des Kopfes bildet. Zu dieser vorderen Kopfkrümmung mit dem sogenannten Scheitelhöcker gesellt sich in der zweiten Hälfte des 3. und am 4. Tage eine hintere Kopfkrümmung an der Grenze des verlängerten Markes und des Rückenmarkes mit dem Nackenhöcker (Fig. 127). In ähnlicher Weise tritt schon am 3. Tage hinten eine Schwanzkrümmung (Fig. 122) auf, zu der dann auch noch eine Krümmung in der Rückengegend sich gesellt.

Drehungen um die Queraxe.

Vordere Kopfkrümmung.

Scheitelhöcker.

Hintere Kopfkrümmung. Nackenhöcker.

Schwanzkrümmung.

Drehungen um die Längsaxe.

Von den Drehungen um die Längsaxe erwähnen wir vom Hühnchen in erster Linie eine sehr auffallende Drehung am 3. Tage in der Art, dass, während der Rumpf mit seiner Bauchfläche gegen den Dotter schaut, der Kopf so sich dreht, dass er seine linke Seite bauchwärts kehrt (Fig. 126). Später legt sich auch das hintere Leibesende auf die Seite mit der linken Hälfte dem Dotter zu, worauf dann der Kopf wieder gerade sich stellt und später selbst auf die rechte Seite sich umlegt, sodass dann der ganze Rumpf eine von links nach rechts gewundene Spirale beschreibt.

Beiderlei Drehungen, sowohl die um die Längsaxe als die um die Queraxe, sind am ausgeprägtesten am 4. und 5. Tage. Von da an streckt sich der Embryo immer mehr gerade und dreht sich auf, so dass vom 6. Tage an die Leibesaxe wieder gerade verläuft und die Bauchwand immer mehr an Länge gewinnt.

Während die beschriebenen Veränderungen in der Stellung des Leibes vor sich gehen, entwickelt sich nicht nur der Kopf immer mehr, sondern es bildet sich allmälig auch der Hals aus, wobei sehr bemerkenswerthe Phänomene sich ergeben. Es treten nämlich in der seitlichen Halswand am 3. Brüttage Spalten auf, welche von aussen in den Schlund durchdringen und Kiemenspalten oder Visceralspalten, auch

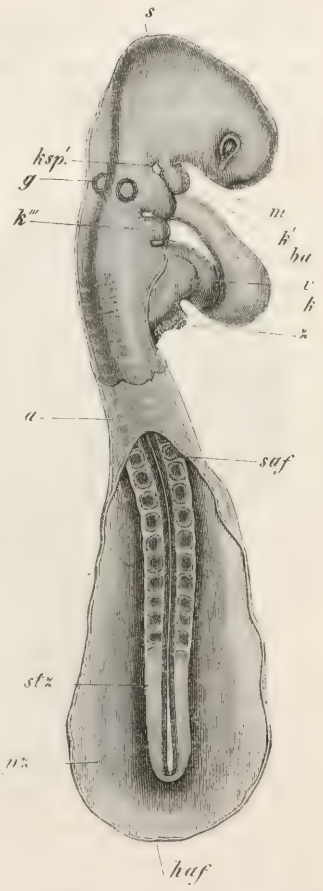


Fig. 126.

Kiemenspalten.

Fig. 126. Hühnerembryo von 7,44 mm Länge von 2 Tagen und 8 Stunden von der Rückseite. Vergr. 14½mal. Das Amnion ist an dem ganzen vordern Theile abgelöst und ausserdem das Herz blosgelegt. *a* Ein Rest des geschlossenen Theiles des Amnion; *saf* Seitenfalten des Amnion; *haf* hintere Amnionfalte, beide hier noch eine grosse Lücke begrenzend; *pz* Parietalzone des Embryo; *stz* Stammzone; *v* Vorhof; *k* Kammer; *ba Bulbus Aortae*; *z* Zotten am Venenende des Herzens (Remak S. 64, Taf. IV, Figg. 36, 37 *z*); *m* Mundbucht; *ksp'* erste Kiemenspalte, hinter welcher noch zwei solche sichtbar sind; *k'* erster, *k'''* dritter Kiemenbogen; *g* Gehörgrube, über dem zweiten Kiemenbogen gelegen; *s* Scheitelhöcker.

Schlundspalten *Fissurae branchiales* heissen. Solcher Spalten treten erst nur drei auf, welche von vorn nach hinten gezählt werden (Fig. 127). Am Ende des 3. Tages gesellt sich zu denselben auch noch eine vierte Spalte. Nach Remak entstehen diese Spalten dadurch, dass der Schlund nach aussen durchbricht, nicht die Haut nach innen, auch nicht in der Weise, dass beide Theile einander entgegenkommen, so dass demnach die Ränder der Spalten von der Innenhaut des Schlundes oder des Vorderdarmes ausgekleidet sind.

Kiemenbogen.

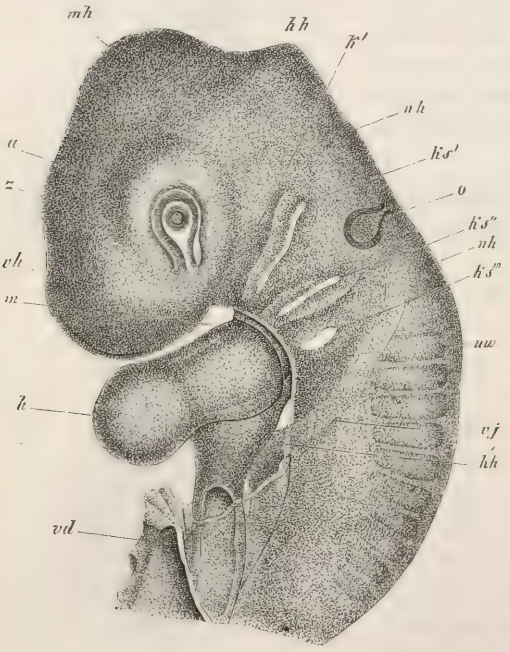


Fig. 127.

Mit der Bildung dieser Spalten am Halse nun geht das Auftreten der sogenannten »Kiemenbogen« oder »Visceralbogen« *Arcus branchiales*) Hand in Hand. Es verdickt sich nämlich, von hinten nach vorn vorrückend, die zwischen den Spalten gelegene Masse der Schlundwand und bildet dicke Streifen, die man eben mit dem Namen der Kiemenbogen bezeichnet und deren beim Hühnerembryo vier sich finden. Der erste dieser Kiemenbogen (Fig. 127 *k'*) liegt zwischen der Mundöffnung und der ersten Spalte, der zweite zwischen der ersten und zweiten Spalte, der dritte zwischen der zweiten und dritten und der vierte zwischen der dritten und vierten Spalte. Von diesen Kiemenbogen nun sind beim Hühnchen der erste und zweite anfangs am vorderen

Fig. 127. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25mal vergr. *vh* Vorderhirngegend; *z* Zwischenhirngegend; *mh* Mittelhirngegend, Scheitelhöcker; *hh* Hinterhirngegend; *nh* Nachhirngegend, Nackenhöcker; *a* Auge mit Augenspalte, hohler Linse mit noch offener Linsengrube; *o* Ohrbläschen, birnförmig, nach oben noch offen; *ks'*, *ks''*, *ks'''* 1., 2., 3. Kiemenspalte; *m* Gegend der Mundöffnung; *k'* erster Kiemenbogen (Unterkiefergegend); *uw* erster Urwirbel; *vj Vena jugularis*; *h* Herz; *hh* Schnittrand der entfernten, das Herz bedeckenden vorderen Halswand (Herzkappe); *vd* vordere Darmpforte.

Ende kolbig angeschwollen (Fig. 126), so jedoch, dass sie in der Mitte zusammenhängen, später jedoch verschmelzen dieselben so miteinander, dass keine Trennungslinie mehr wahrzunehmen ist. Etwas verschieden hiervon laufen der dritte und vierte Bogen einfach verdünnt und ohne Grenzmarke in die ursprüngliche untere Schlundwand aus. In den tiefen Theilen dieser Kiemenbogen laufen die primitiven 4 vorderen Aortenbogen, während der 5. hinter der 4. Kiemenspalte seine Lage hat. Der erste Kiemenbogen zeigt ferner einen kleinen Ausläufer, welcher von hinten und oben den Mund umgibt und der Oberkieferfortsatz des ersten Bogens heisst. Oberkieferfortsatz.

Der Zusammenhang der soeben besprochenen Bildungen mit der weiteren Ausbildung des Halses wird später geschildert werden, doch kann folgendes schon jetzt erwähnt werden. Im Laufe der Entwicklung verschwinden bei den Säugethieren alle Kiemenspalten bis auf die erste, welche sich zum äusseren Gehörgange, der *Cavitas tympani*, und der Ohrtrompete gestaltet. Die Kiemenbogen verschwinden z. Th. als besonders unterscheidbare Bildungen, z. Th. werden sie knorpelig und verwandeln sich, indem sie theilweise verknöchern, in gewisse länger oder ganz sich erhaltende Theile, vor Allem in den Meckel'schen Knorpel am Unterkiefer, den Hammer, Ambos und Steigbügel, das Zungenbein sammt dem *Processus styloideus* am Schädel.

Während am Kopfe die Krümmungen sich ausbilden, erleiden auch die Anlagen der 2 bereits vorhandenen höheren Sinnesorgane wichtige Veränderungen und tritt auch das dritte Sinnesorgan auf. Höhere Sinnesorgane.

Was erstens das Auge anlangt, so verliessen wir dasselbe in dem Stadium, welches die Fig. 128 darstellt, als hohle Ausstülpung der Seitentheile des Vorderhirns. Diese Ausstülpung oder die primitive Augenblase rückt allmälig an die untere Fläche des Vorderhirns und schnürt sich an ihrer Verbindungsstelle langsam ab, so dass sie dann wie einen Stiel besitzt. Gleichzeitig hiermit wird die Augenblase von aussen und von der unteren Seite her wie eingestülpt, so dass die vordere Wand derselben der hinteren Wand sich nähert und die untere laterale Wand der Blase gegen die obere mediane Wand sich anlegt. Im Zusammenhange mit der Einstülpung von aussen entwickelt sich auch die Linse von Seiten des Hornblattes her, welches der primitiven Augenblase hier dicht anliegt und zeigen die Figg. 129, 130 dieses Organ in seiner ersten Anlage in Gestalt einer leicht grubenförmig vertieften dickeren Stelle des Ectoderma oder der Linsengrube. Bei der Einstülpung der primitiven Augenblase von unten, welche die Fig. 127 erkennen lässt, ist es ebenfalls ein Theil der äusseren Bedeckungen, der dem Auge entgegenwächst, jedoch nicht Auge. Primitive Augenblase. Linse. Linsengrube.

das Hornblatt, sondern eine tiefer gelegene Schicht des mittleren Keimblattes, die als Theil der Cutisanlage anzusehen ist.

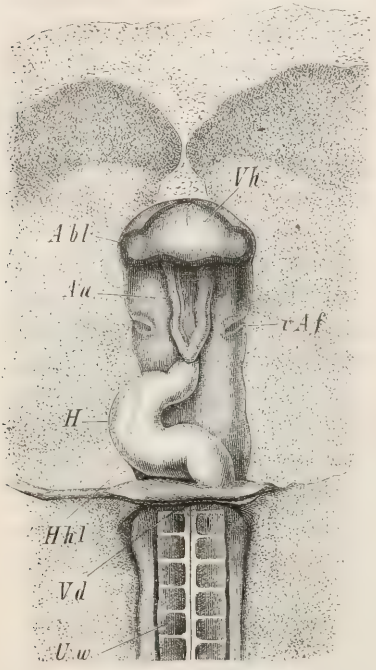


Fig. 128.

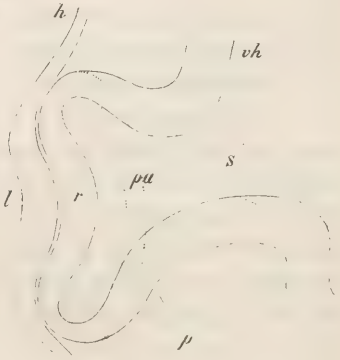


Fig. 129.

Hat die genannte Einstülpung eine grössere Entwicklung erreicht, wie sie bereits die Fig. 127 und dann auch die Fig. 131 darstellt, so ist
Secundäre Blase. die primitive Augenblase zur secundären Blase umgewandelt, in welche nun auch die Wucherungen des Hornblattes und des mittleren Keimblattes viel tiefer hineinragen. An dieser secundären Blase unter-

Fig. 128. Vorderer Theil eines Embryo von 4,55 mm Länge von unten. *H* Herz; *Aa Arcus aortae*; *Hhl* Halshöhle; *Vd* vordere Darmpforte; *Uw* Urwirbel; *Abl* Augenblasen; *Vh* Vorderhirn; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte, welche Falte übrigens bis zur Mittellinie sich erstreckt.

Fig. 129. Querschnitt durch die Anlage des Auges eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages, so dass der Stiel der primären Augenblase sichtbar ist. Mit punctirten Linien sind die Conturen eines Schnittes angegeben, der neben dem Augenstiele durchgehen würde. Vergr. etwa 100mal. *vh* Höhle des Vorderhirns; *s* Stiel der primären Augenblase; *pa* primäre Augenblase vorn schon etwas eingestülpt; *r* vordere Wand derselben, die später zur Retina wird; *p* hintere Wand derselben, Anlage des *Pigmentum nigrum*; *h* Hornblatt vor der Augenblase; *l* Linsenanlage, eine verdickte Stelle des Hornblattes mit einer Grube, der Linsengrube.

scheidet man nun eine vordere (untere) dickere Wand, welche, wie ich im Voraus bemerke, die Anlage der ganzen Retina im engeren Sinne ist und eine hintere (obere) dünnere Lage, die, wie ich vor Jahren schon gezeigt habe, die Anlage des Pigmentum nigrum darstellt, welche somit genetisch mit der Retina zusammengehört. Die Linse stellt im Stadium der Fig. 131 eine hohle dickwandige Blase dar, die durch eine weite Oeffnung nach aussen mündet, welcher Eingang der Linsengrube

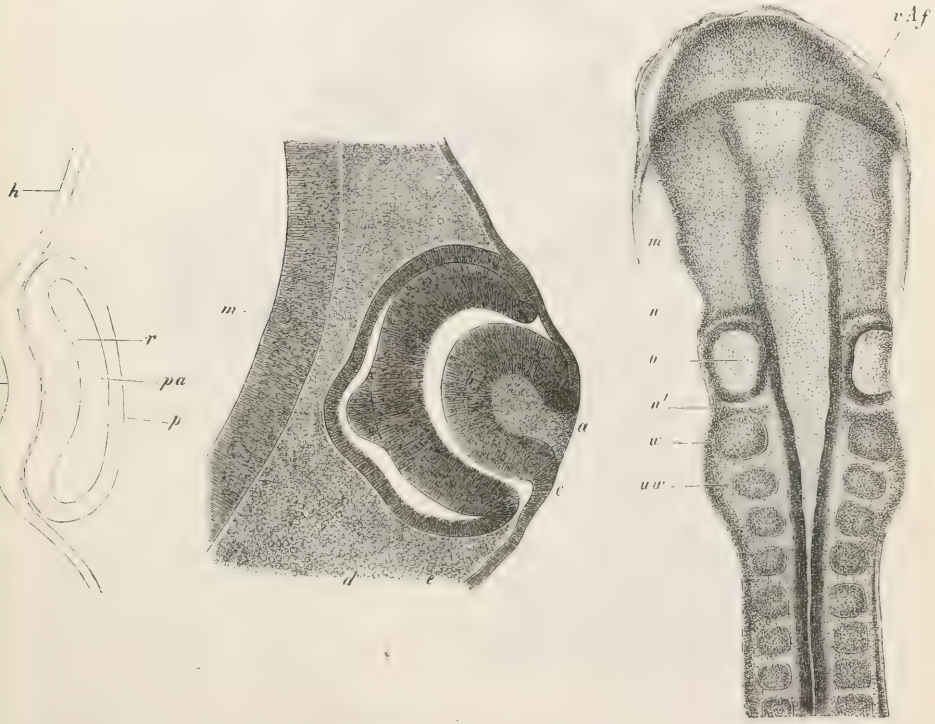


Fig. 130. Fig. 131. Fig. 132.

Fig. 130. Der Schnitt der Fig 129 in einer Ebene dargestellt, die den Stiel der Augenblase nicht erkennen lässt. Buchstaben wie dort.

Fig. 131. Flächenschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom 3. Tage. (Osmiumpräparat). Vergr. 143mal. *a* Linsengrube; *b* Wand der Linsenblase; *c* Zusammenhang derselben mit dem Hornblatte; *de* secundäre Augenblase; *e* vordere Hälfte derselben (Retina); *d* hintere Hälfte derselben (Pigment); *m* Wand des Vorderhirns. — Die warzenartige Wölbung an beiden Blättern der secundären Augenblase scheint Wirkung des Reagens zu sein.

Fig. 32. Das vordere Leibesende des Embryo der Fig. 75 etwa 40mal vergr. Buchstaben wie dort; *uw* erster Wirbel; *m* Mittelhirn; *n* Nervenanlage vor dem Gehörbläschen (Facialis?); *n'* Nervenanlage dahinter (Glossopharyngeus?).

auch in der Fig. 126 in ungefähr derselben Grösse zu sehen ist und in der Fig. 127 nur noch als ein ganz kleines Loch erscheint.

Das Gehörorgan verliessen wir in Gestalt einer weit offenen, vom Hornblatte ausgekleideten Grube (Fig. 132, 133) zu beiden Seiten des Hinterhirns. Am 3. Tage schliesst sich dieses Hohlgebilde nach und

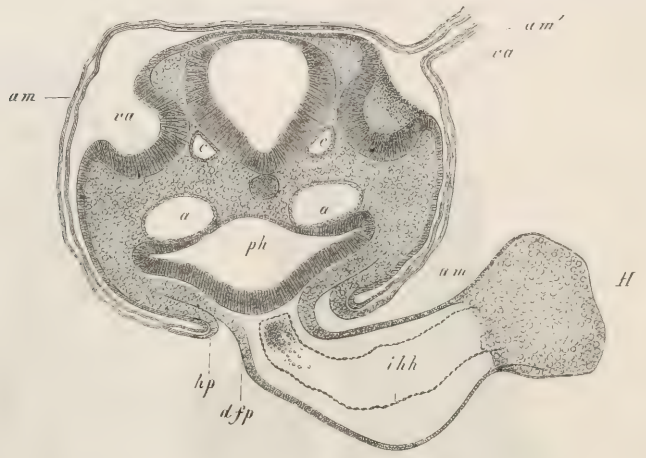


Fig. 133.

nach, indem dasselbe zugleich birnförmig wird und stellt so bald ein birnförmiges Bläschen dar, das nur am oberen schmalen Theile eine kleine, vertikal gestellte, länglich runde Oeffnung besitzt (Fig. 134), welche dann am Ende des 3. Brüttages sich schliesst, worauf das primitive Gehörbläschen in dieser Gegend einen besonderen hohlen kegelförmigen Ausläufer, den sogenannten *Recessus vestibuli*, treibt, während sein unterer Theil anfangs noch mehr kugelig sich erhält, in welchem Stadium wir die Geschichte desselben später wieder aufnehmen werden.

Das Geruchsorgan endlich entsteht erst nach eingetretenen Kopfkrümmungen im Laufe des 3. Tages und zeigt sich in seiner primitiven Form als ein rundliches, dickwandiges Grübchen des Hornblattes

Fig. 133. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal. *Am* Amnion mit seinen zwei Lamellen; *am'* Amnionnaht, nicht ganz ausgezeichnet auf der rechten Seite des Kopfes gelegen; *va* Gehörgruben weit offen; *a Aortae descendentes*; *c* Wurzel der *Vena cerebralis inferior*; *hp* Hautplatte der seitlichen Leibeswand in das Amnion übergehend; *ph* Pharynx; *dfp* Darmfaserplatte des Schlundes in die äussere Herzhaut übergehend und ein hinteres Herzgekröse darstellend; *H* Herz; *ihh* innere Herzhaut (Endothel).

an der unteren Seite des Vorderhirns, welches das primitive Geruchsgrübchen heisst (Fig. 126).

Hier ist nun auch der Ort, von der Mund- und Afteröffnung zu reden. Die Mundöffnung entsteht beim Hühnchen am 4. Tage. Als erste Spur der Mundhöhle zeigt sich schon am 2. Tage die Mundbucht in Form einer Einbuchtung an der unteren Seite des Kopfes unter und hinter der Vorderhirngegend (Fig. 135). Nach und nach gestaltet sich diese Vertiefung am 3. Tage zu einer von 5 Seiten begrenzten Grube, indem dieselbe hinten von den zwei Hälften des ersten Kiemenbogens, seitlich von den Oberkieferfortsätzen dieses Bogens und vorn von dem vordersten Ende des Schädels, dem später sogenannten Stirnfortsatze begrenzt wird (s. Remak, Nr. 199, Taf. V, Fig. 55, 56, 57). Im Grunde dieser Bucht kommen das Ectoderma und Entoderma des Schlundes unmittelbar zur Berührung, wie schon die Fig. 85 dies zeigt und bilden die Rachenhaut von Remak (Nr. 199, S. 74, Anm. 56), welche Scheidewand dann am 4. Tage durch eine senkrechte Spalte einreisst, wodurch eine erste Verbindung des Vorderdarmes mit der Aussenfläche des Kopfes hergestellt wird. Die Reste der Rachenhaut, die anfangs wie primitive Gaumensegel darstellen, verkümmern jedoch

Mundöffnung.

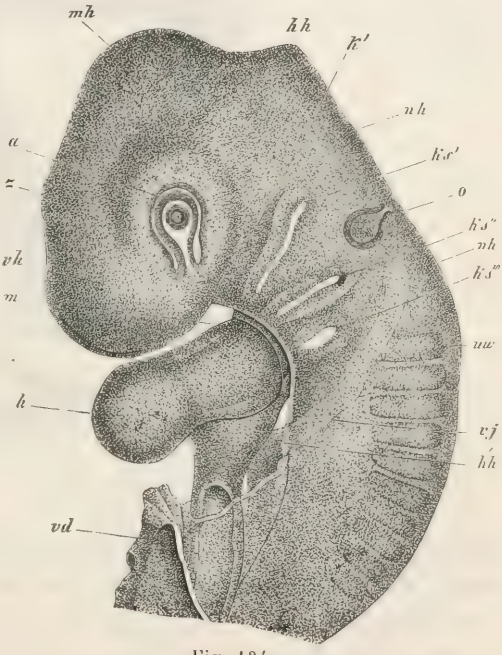


Fig. 134.

Rachenhaut.

Primitive Gaumensegel.

Fig. 134. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25mal vergr. *vh* Vorderhirngegend; *z* Zwischenhirngegend; *mh* Mittelhirngegend, Scheitelhöcker; *hh* Hinterhirngegend; *nh* Nachhirngegend, Nackenhöcker; *a* Auge mit Augenspalte, hohler Linse mit noch offener Linsengrube; *o* Ohrbläschen, birnförmig, nach oben noch offen; *ks'*, *ks''*, *ks'''* 1., 2., 3. Kiemenspalte; *m* Gegend der Mundöffnung; *k'* erster Kiemenbogen (Unterkiefergegend); *uw* erster Urwirbel; *vj Vena jugularis*; *h* Herz; *hh* Schnittrand der entfernten, das Herz bedeckenden vorderen Halswand (Herzkappe).

bald und schon am 5. Tage stehen Mund und Rachen in weiter Verbindung. Die primitive Mundhöhle entsteht somit durch eine Einbuchtung von aussen und stellt eigentlich nichts als den Raum dar, der vom ersten Kiemenbogen und dem vordersten Theile der Schädelbasis begrenzt wird. Später zerfällt dieselbe durch die Bildung des Gaumens, der von den Oberkieferfortsätzen des ersten Kiemenbogens aus entsteht, in einen

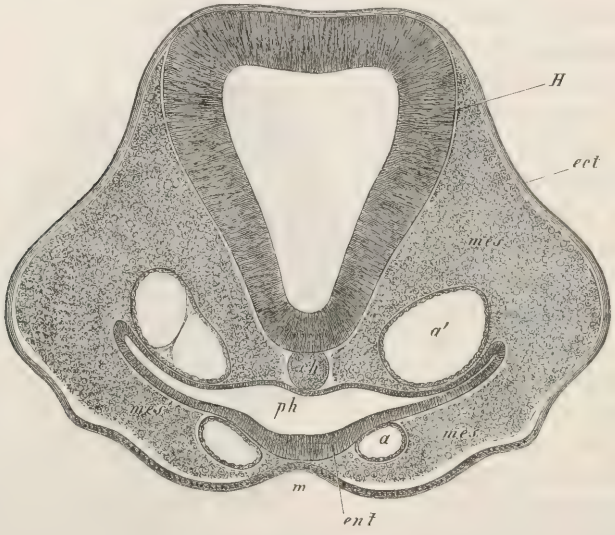


Fig. 135.

unteren Abschnitt, die eigentliche Mundhöhle, und in einen oberen Theil, der nichts anderes ist als der respiratorische Abschnitt der Nasenhöhle.

Anusöffnung.

Die Entwicklung der Anusöffnung beim Hühnchen ist bis jetzt nur durch Bornhaupt (Nr. 84) und Gasser genauer untersucht worden. Nach dem letzten Autor sollen in der Gegend dieser Oeffnung von vorn herein Entoderma und Ectoderma zusammenhängen und ein mittleres Keimblatt fehlen. Hiermit kann ich nicht übereinstimmen, indem Querschnitte von Embryonen des 2. Tages lehren, dass hinter dem Endwulste das mittlere Keimblatt überall vorhanden ist. Es ist demnach die Vereinigung der zwei oberflächlichen Keimblätter in der Gegend der späteren Anusöffnung, wie sie in der That später sich findet, eine secun-

Fig. 135. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI, 101mal vergr. *H* Gehirn (2. Blase); *ch* Chorda; *a Aortae ascendentes, a' Aortae descendentes; ph* Schlund; *m* Mundbucht; *ect* Ectoderma; *ent* Entoderma, *mes* Mesoderma oder Kopfplatten.

däre Erscheinung. Die Bildung der Afteröffnung selbst steht beim Hühnchen mit der Entstehung der *Bursa Fabricii*, eines in die Cloake einmündenden Blindsackes, in Verbindung und kann hier nicht im Einzelnen besprochen werden. Ich bemerke daher, auf Gasser und Bornhaupt verweisend, nur so viel, dass der Durchbruch des Darmes erst nach dem 15. Tage sich macht und dass so viel feststeht, dass der äussere Theil der Cloake sammt der *Bursa Fabricii* von aussen her, also unter Betheiligung des Ectoderma sich entwickelt und vom 6.—7. Tage bis zum 15. als selbständige, vom Darme getrennte Einstülpung besteht. Diese wichtigen Beobachtungen stellen die Bildung der Mundhöhle und des letzten Endes des Darmes in Parallele, in welcher Beziehung später noch Einiges vorgebracht werden wird, indem ich vorläufig nur noch auf His verweise (Nr. 12, S. 163), bei dem der bemerkenswerthe Ausspruch sich findet, dass die Unterkieferfortsätze in den von ihm sogenannten Perinealfalten, die vor der Cloake sich vereinigen, ihr Homologon finden und die Zunge dem Zeugungsgliede gleichwerthig sei.

Ich gebe schliesslich noch einige Andeutungen über die erste Bildung der Extremitäten. Die erste Andeutung derselben zeigt sich in einer leistenförmigen Verdickung der Hautplatten an ihrem obersten Theile, da wo sie an den Rücken angrenzen (Fig. 122). Nach und nach wird diese Leiste dicker und mehr hervorragend und nimmt dann später ihre Basis oder ihr Ausgangspunct fast die ganze Breite der Hautplatte ein, wie

Extremitäten.

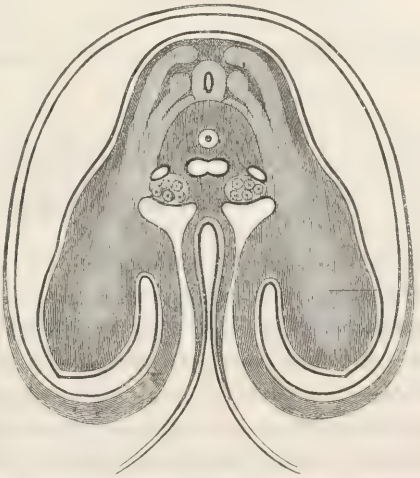


Fig. 136.

Fig. 136. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage in der Gegend der vorderen Extremitäten, etwa 20mal vergr. Nach Remak. Zu beiden Seiten des Rückenmarks sieht man die Muskelplatte, die hintere Nervenwurzel mit dem Ganglion und die vordere Wurzel, alle drei in die Extremität sich fortsetzend und in der helleren Axe derselben *E* sich verlierend. Unter der Chorda zeigen sich die verschmolzenen Aorten, zu beiden Seiten die Cardinalvenen, unter diesen die Urnieren. Der Darm ist fast geschlossen, das Amnion ganz gebildet und mit beiden Lagen der nach innen von den Extremitätenanlagen befindlichen seitlichen Bauchwand, der Hautplatte und dem Hornblatte, verbunden.

die Fig. 136 dies von der oberen und die Fig. 137 von der unteren Extremität des Hühnchens zeigen. Stärker hervorwachsend erscheint die Extremität in Form eines kurzen Ruders oder einer Schaufel, an welchem dann leichte Furchen erst zwei und dann drei Abschnitte hervortreten lassen, die Anlagen von Oberarm, Vorderarm und Hand und den entsprechenden Theilen der unteren Extremität. Die weitere Ausbildung der Extremitäten des Hühnchens in der äusseren Form zu schildern, liegt nicht in meinem Plane und verweise ich in dieser Beziehung auf Erdl.

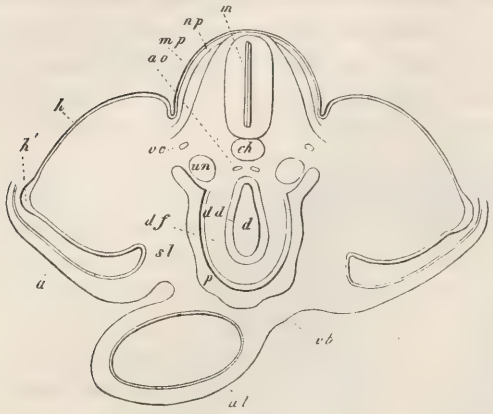


Fig. 137.

§ 18.

Innere Ausbildung des Hühnerembryo.

Wir haben den Hühnerembryo so weit verfolgt, dass im Allgemeinen zu erkennen ist, wie aus der platten Embryonalanlage mit ihren 3 Blättern ein Leib von dem Typus eines Wirbelthieres sich entwickelt, nun fehlt aber noch jede Darstellung der inneren Veränderungen, durch welche die späteren Organe und Systeme sich bilden, die aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen, unter denen das Knochensystem und das Muskelsystem die Hauptrolle spielen. Betrachten wir den in der Fig. 138

Fig. 137. Querschnitt durch die Beckengegend und Allantois eines Hühnerembryo mit eben hervorsprossenden hinteren Extremitäten (vom 5. Tage), etwa 30mal vergr. *ch* Chorda; *m* Medullarrohr; *ao* hintere Aorten (Schwanztheil), die in die *Art. umbilicales* sich fortsetzen; *vc Venae cardinales;* *un* Urnieren; *mp* Muskelplatte, etwas in die Extremitätenanlage sich hinein erstreckend; *np* Hautplatte des Rückens; *h* Hornblatt; *h'* stark verdickte Stelle desselben an der Spitze des Extremitätenstummels; *a* Amnion (nicht ausgezeichnet) mit seinen beiden Lagen, dem Hornblatte und der Hautplatte; *d* Höhle des Hinterdarms; *dd* Darmdrüsenblatt oder Epithel; *df* Darmfaserplatte, an der aussen schon die Serosa deutlich ist, den Darm nicht ganz umgebend; *p* Peritonealhöhle; *sl* seitliche Leibeswand in *vb* die vordere Bauchwand übergehend; *al* Allantois mit der Bauchwand noch verbunden und von einer dünneren Fortsetzung des Darmdrüsenblattes ausgekleidet.

dargestellten Embryo und fragen wir uns, ob wir im Stande sind, zu errathen, wie aus dieser im Innern so einfachen Anlage die mannigfachen späteren Theile sich entfalten, so werden wir sicherlich davon abstehen müssen, eine Antwort zu geben. In der Gegend der Leibesaxe befindet sich über dem Rückenmark, an der Stelle der Haut, der Muskeln und Knochen und der Hüllen des Organes selbst, nichts als das Hornblatt (die spätere Epidermis), und an der Ventralseite grenzt statt einer Wirbelsäule die Chorda dorsalis unmittelbar an das Mark und an das Entoderma oder das spätere Darmepithel. Ebenso auffallend sind die Verhältnisse in den Seitentheilen der Embryonalanlage, wo einerseits ein

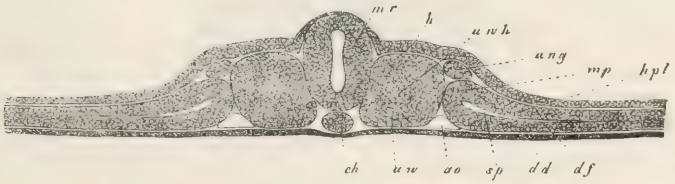


Fig. 138.

jeder Urwirbel eine zusammenhängende, weder morphologisch noch histologisch differenzirte Zellenmasse bildet, die an das Entoderma und das Ectoderma anstösst und anderseits an der Stelle der späteren seitlichen Leibes- und Darmwand nichts als die gleichartigen Zellen der Hautplatten mit dem Hornblatte und den Darmfaserplatten mit dem Darmdrüsenblatte sich finden und von Cutis, Mucosa, Muskellagen, Rippen, Bauchfell nichts zu sehen ist. Sehr eigenthümlich ist endlich auch, dass die primitiven Aorten an das Darmepithel und die Urnierengänge an die Epidermis angrenzen.

Es ist das Verdienst von Rathke, Reichert und vor Allem von Remak, genau ermittelt zu haben, wie diese primitiven Zustände in die späteren übergehen und gibt das Folgende nach eigenen Erfahrungen, die wesentlich die Angaben von Remak bestätigen, eine Schilderung dieser Vorgänge.

Die Urwirbel, anfangs ganz solide, aus Zellen zusammengesetzte Gebilde, entwickeln später eine Höhle im Innern, in Folge eines Vor- Urwirbel.

Fig. 138. Querschnitt durch einen Hühnerembryo vom zweiten Tage, 90—100mal vergr. *dd* Darmdrüsenblatt; *ch* Chorda; *uw* Urwirbel; *uwh* Urwirbelhöhle; *ao* primitive Aorta; *ung* Urnierengang; *sp* Spalte in den Seitenplatten (erste Andeutung der Pleuroperitonealhöhle), die durch dieselbe in die Hautplatten *hpl* und Darmfaserplatten *df* zerfallen, die durch die Mittelplatten *mp* unter einander zusammenhängen; *mr* Medullarrohr (Rückenmark); *h* Hornblatt, stellenweise verdickt.

ganges, der vielleicht mit demjenigen der Spaltbildung in den Seitenplatten verglichen werden kann und auf der Absonderung einer Flüssigkeit zwischen den Elementen derselben beruhen könnte. Nachdem diese Höhle eine Zeit lang bestanden, wuchert die untere Wand der Urwirbelblase, namentlich an der Umbiegungsstelle in die mediane Wand,

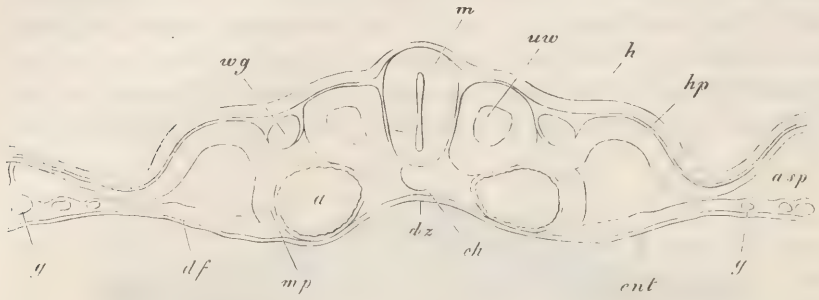


Fig. 139.

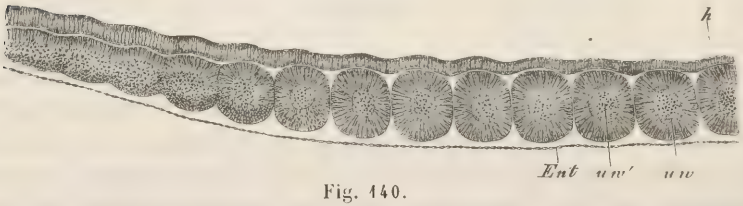


Fig. 140.

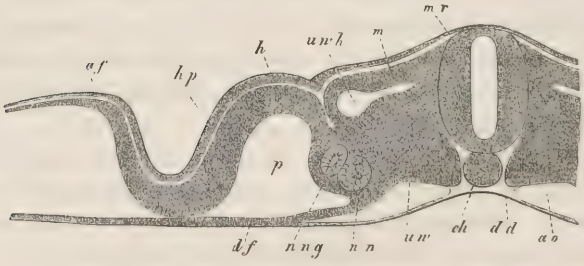


Fig. 141.

Fig. 139. Querschnitt durch einen hinteren Urwirbel des Embryo der Fig. 86 (m. 24). Vergr. 78mal. Buchstaben wie bei Fig. 86. Ausserdem *uw* Urwirbel; *wg* Wolff'scher Gang; *dr* Darmrinne; *mp* Mittelplatte; *asp* Spalte, die mit der Bildung des Amnions zusammenhängt.

Fig. 140. Längsschnitt durch die hinteren Urwirbel eines Hühnerembryo von 1 Tag und 20 Stunden. Vergr. 70mal. *uw* Urwirbel; *uw'* Urwirbelhöhle; *h* Hornblatt, Ectoderma; *Ent* Entoderma.

Fig. 141. Hälfte eines Querschnittes durch einen Hühnerembryo von 2 Tagen. 90—100mal vergr.

in die Höhle hinein und füllt dieselbe mit einer immer breiter werdenden Wucherung nach und nach so aus, dass von der ursprünglichen Höhle bald nur noch eine Spalte übrig bleibt, welche in gewissen Fällen die Gestalt hat, die die Fig. 141 darstellt, später ganz schmal wird (Fig. 142 und 143) und schliesslich verschwindet. Bevor dies geschieht, hat sich jedoch die obere Wand der Urwirbelblase als ein besonderes Gebilde, die Muskelplatte oder Rückentafel von Remak Muskelplatte.

Fig. 142.

Fig. 141, 143 *m* von dem übrigen Urwirbel, den ich nun den eigentlichen Urwirbel nenne (Wirbelkernmasse bei Remak, abgelöst und bleibt fortan durch die Stellung und gestreckte Form ihrer Elemente als ein besonderes Gebilde erkennbar. Eigentlicher Urwirbel.

In zweiter Linie umwachsen die eigentlichen Urwirbel die Chorda, die vorläufig noch ihre frühere Stärke beibehält, und das Rückenmark. Die Umschliessung des letzteren beginnt am 3. Tage durch eine dünne Lamelle (Fig. 143), welche von den seitlich neben dem Rückenmark gelegenen Theilen der eigentlichen Urwirbel ausgeht und zwischen Rückenmark, Muskelplatte und Hornblatt wuchernd, am 4. Tage mit derjenigen der anderen Seite verschmilzt (Fig. 144 und 145). Diese Lamelle ist die obere Vereinigungshaut von Rathke (*Membrana reuniens superior*), welche auch a potiori mit dem Namen der häutigen Wirbelbogen bezeichnet werden kann. Die Umwachsung der Chorda geschieht von den tieferen Theilen der eigentlichen Urwirbel aus und zwar zuerst an der unteren Seite derselben (Figg. 144, 145) und Obere Vereinigungshaut. Umwachsung der Chorda.

Bezeichnung wie in Fig. 139. Ausserdem *un* Urniere; *m* Muskelplatte; *p* Pleuroperitonealhöhle; *af* Seitenscheide oder Amnionfalte.

Fig. 142. Querschnitt durch einen vorderen Urwirbel des Embryo der Figg. 86 und 87. (Schnitt Nr. 16). Buchstaben wie dort. *mk* Muskelplatte. Vergr. 76mal.

später erst durch ein dünnes Blatt, das zwischen ihr und dem Marke hineinwuchert. So wird schliesslich die Chorda ganz von dem Blastem

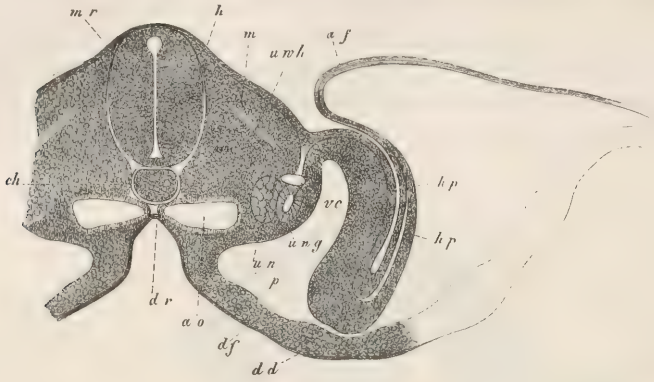


Fig. 143.

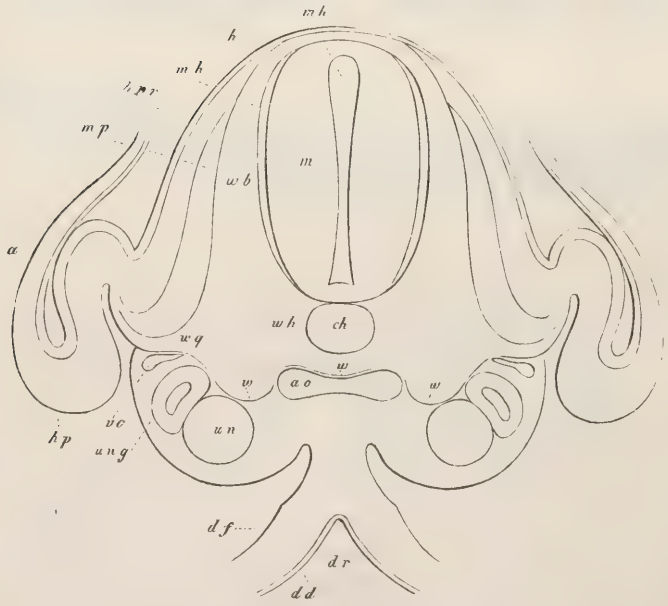


Fig. 144.

Fig. 143. Querschnitt eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages. 90—100mal vergr. Buchstaben wie in Fig. 139. *v c Vena cardinalis.*

Fig. 144. Querschnitt durch den hintern Theil des Rumpfes eines Hühnerembryo von 4 Tagen. 90—100mal vergr. Die Buchstaben wie in Fig. 143. *a o* die schon verschmolzenen 2 primitiven Aorten; *v c Vena cardinalis*; *w h* häutige Anlage des Wirbelkörpers, aus einem Theile des Urwirbels entstanden, die Chorda nur unten umfassend;

der eigentlichen Urwirbel umschlossen, welches hier als äussere Scheide der Chorda bezeichnet werden kann und ist nun aus den eigentlichen Urwirbeln, welche auch in der Länge miteinander verschmelzen, eine vollkommene Wirbelsäule, freilich noch im häutigen Zustande, hervorgegangen, indem aus dem unteren Theile der Urwirbel die äussere Scheide der Chorda oder die Anlage der Wirbelkörper sich entwickelt hat, aus dem oberen Theile derselben dagegen die damit untrennbar verbundenen häutigen oberen Bogen. Eine solche Wirbelsäulenanlage erinnert ganz und gar an die häutigen Wirbelsäulen der Cyclostomen und der Embryonen der höheren Fische, doch ist zu bemerken, dass ein Theil des eben beschriebenen, aus den Urwirbeln im engeren Sinne hervorgegangenen Doppelrohres um die Chorda und die *Medulla spinalis* herum, noch zu anderen Bildungen als der späteren Wirbelsäule und ihren häutigen Theilen verwendet wird. Und zwar gehen aus derselben erstens hervor: die Hüllen des Rückenmarks und zweitens die Spinalganglien, von denen besonders die letzteren alle Beachtung verdienen, da sie sehr früh (am 4. Tage) und in unverhältnissmässiger Grösse auftreten (Fig. 145). Zur Bildung derselben wird ein Theil des Blastems verwendet, das ich häutige Wirbelbogen nannte, indem dasselbe in regelmässigen Intervallen morphologisch und histologisch sich differenzirt und grosse länglich runde Zellenmassen bildet, die zu beiden Seiten des Markes ihre Lage haben und erst später durch die Anlagen der Wurzeln mit dem Mark in Verbindung treten, deren Entwicklung später beim Nervensysteme besprochen werden wird. Aeussere Scheide der Chorda.

Nachdem die häutige Wirbelsäule mit Ausschluss der eben genannten Theile eine Zeit lang bestanden hat, verknorpelt dieselbe von den Wirbelkörpern aus, so dass wie aus Einem Gusse gebildete Knorpelwirbel mit Körper, Bogen und Fortsätzen entstehen und der Rest als *Ligamenta intervertebralia*, *Lig. flava* etc. und als Perichondrium erscheint. Die hierbei stattfindenden Vorgänge können ebenfalls erst später erörtert werden und bemerke ich nur entgegen Götte soviel, dass

www wenig scharf markirte Grenze der Producte des Urwirbels gegen die Producte der Mittelplatten und die Aorta; *wb* häutige Wirbelbogen über dem Medullarrohr vereint (*Membr. reuniens superior* Rathke); *wq* Fortsetzung der Wirbelanlage gegen die Bauchwand (Querfortsatz und Rippe); *mp* Muskelplatte; *hpr* Hautplatte des Rückens; *mh* Hülle des Markes, ein Product des Urwirbels; *a* Amnion, welches ganz geschlossen war, aber nicht ausgezeichnet ist. Die Markhöhle ist auch mit *mh* bezeichnet.

Figg. 138, 141, 143 sind bei derselben Vergrösserung möglichst getreu nach der Natur gezeichnet und können daher auch benutzt werden, um die Weise des Wachsthums der verschiedenen Organe zu verfolgen.

unzweifelhaft der ganze Knorpelwirbel aus der häutigen Wirbelsäule hervorgeht.

Nachdem die geschilderten Veränderungen in der Axe und am Rücken stattgefunden haben, beginnen wichtige Vorgänge, welche nach und nach zur endlichen Vollendung der Rücken- und Bauchwand führen und wesentlich darauf beruhen, dass Theile der Urwirbel, d. h. die Muskelplatte und der Wirbelbogen, denen der Spinalnerv sich beigesellt, theils nach oben um das Mark herum, theils nach unten in die Bauchwand, d. h. in die Hautplatten hineinwachsen, während zugleich diese letzten Platten auch selbst nach dem Rücken sich hinauf entwickeln.

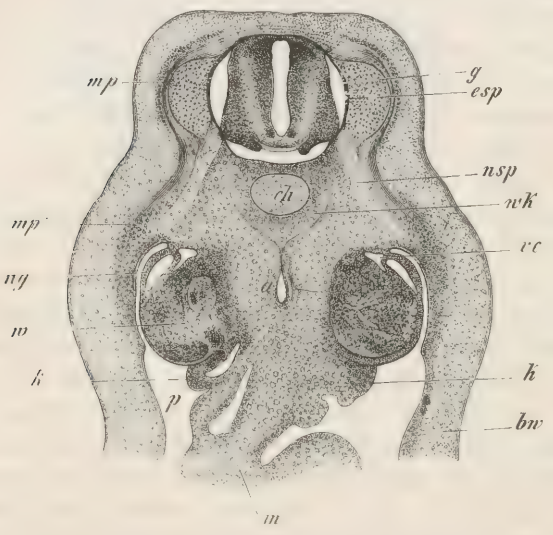


Fig. 145.

Bildung der späteren Bauchwand.

Betrachten wir zuerst die Bildung der Bauchwand. Die ursprüngliche Bauchwand (Fig. 143) besteht, wie wir oben sahen, aus der äusseren Lamelle der Seitenplatten oder den Hautplatten *hp* und dem hier etwas dickeren Hornblatte. Anfänglich von den Urwirbeln getrennt, verwachsen später die Hautplatten mit denselben (Fig. 144) und nun beginnen die Muskelplatte, der Spinalnerv und die Seitentheile der häutigen Wirbelsäule, welche Theile zusammen Remak als Producte der Urwirbel bezeichnet, in die Hautplatten hineinzuwachsen, in der Art, dass sie dieselben in einen dickeren äusseren und einen dünneren inneren Theil sondern oder spalten. Ist dieser Vorgang bis zu einer gewissen Entwicklung gelangt Fig. 146), so besteht dann die

Fig. 145. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage. Vergr. 32mal. *Ch* Chorda; *a* Aorta; *g* Ganglion spinale; *mp* Muskelplatte; *mp'* Fortsetzung derselben in die Bauchwand; *nsp Nervus spinalis; ng* Urnierengang; *w* Wolff'scher Körper; *p* Bauchhöhle; *m* Mesenterium; *k* Anlage der Sexualdrüse mit Keimepithel; *csp* Spinalkanal; *wk* Wirbelkörperanlage; *vc Vena cardinalis*; *bw* primitive Bauchwand.

Bauchwand aus folgenden Schichten: 1) dem Hornblatte oder der späteren Epidermis, 2) der äusseren dickeren Lage der Hautplatten oder der Anlage der Cutis, 3) der Muskelplatte oder der Anlage der visceralen Muskeln (*Intercostales* u. s. w.) sammt den Anlagen der *Nervi intercostales* und der Rippen, welche letzteren im Knorpelzustande anfangs untrennbar mit den Knorpelwirbeln verbunden sind, und 4) der inneren Lage der Hautplatten oder der Anlage der Serosa. Wo keine Rippen sich finden, fehlt das Hineinwachsen der Urwirbelproducte und Axengebilde in die Bauchwand doch nicht, beschränkt sich jedoch auf die Muskeln und Nerven sammt begleitendem Bindegewebe und gehören daher die Bauchmuskeln in dieselbe Muskelgruppe wie die Zwischenrippenmuskeln.

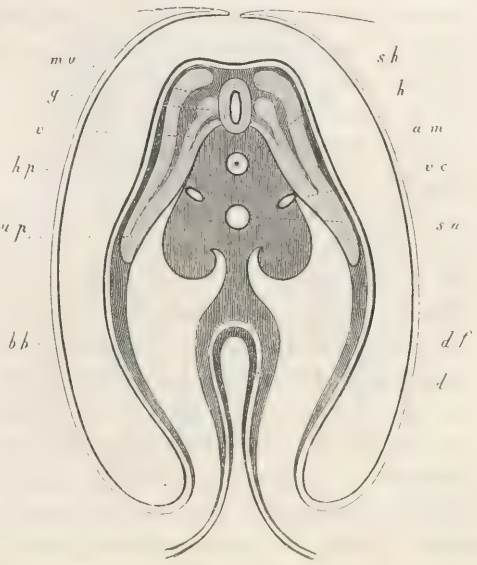


Fig. 146.

Der erste, der die eben geschilderten Vorgänge beobachtet hat, Rathke, nennt die ursprüngliche Bauchwand die untere Vereinigungshaut (*Membrana reuniens inferior*) und die hineinwachsenden Theile die Bauchplatten, doch hat Rathke darin geirrt, dass er die Vereinigungshaut durch die Bauchplatten verdrängt werden lässt. Hierauf hat Reichert gesehen, dass die Bauchplatten, die er Visceralplatten heisst, nur in die Bauchwand hineinwachsen und endlich Remak eine sehr gelungene Darstellung des ganzen Vorganges gegeben.

Membrana reuniens inferior. Bauchplatten.

Ihre letzte Ausbildung erreicht die Bauchwand dadurch, dass, nach-

Fig. 146. Querschnitt durch den Rumpf eines 5tägigen Embryo in der Nabelgegend. Nach Remak. *s h* Scheide der Chorda; *h* Hornblatt; *a m* Amnion, fast geschlossen; *s a* secundäre Aorta; *v c Venae cardinales; m u* Muskelplatte; *g* Spinalganglion; *v* vordere Nervenwurzel; *h p* Hautplatte; *u p* Fortsetzung der Urwirbel in die Bauchwand (Urwirbelplatte Remak, Visceralplatte Reichert); *b h* primitive Bauchwand aus der Hautplatte und dem Hornblatt bestehend; *d f* Darmfaserplatte; *d* Darmdrüsenblatt, beide hier, wo der Darm im Verschlusse begriffen ist, verdickt. Die Masse um die Chorda ist der in Bildung begriffene Wirbelkörper, die vor den Gefässen enthält in den seitlichen Wülsten die Urnieren und setzt sich in der Mitte ins Gekröse fort.

dem die Rippen knorpelig angelegt und die einzelnen Muskeln differenzirt sind, was lange vor der Zeit geschieht, in der die Bauchplatten die vordere Mittellinie erreichen, nun diese Theile selbst durch fortgesetztes Wachsthum in der ursprünglichen Bauchwand, die mittlerweile bis auf den Nabel sich geschlossen hat, sich weiter schieben, bis sie endlich in der vorderen Mittellinie zur Berührung kommen, wie die Recti, oder selbst verwachsen, wie die beiden aus den Rippenenden hervorgegangenen Brustbeinhälften, wovon später noch weiter gehandelt werden soll.

Letzte Ausbildung des Rückens.

Bei der letzten Ausbildung des Rückens ist nach Remak der erste Schritt zur Vollendung der, dass die Hautplatten der Bauchwand mit ihrem aussen an den Bauchplatten gelegenen und dicht an die Urwirbel angrenzenden Theile nach dem Rücken heraufwuchern und nach und nach als Hautplatten des Rückens zwischen den Muskelplatten und dem Hornblatte sich fortschiebend, die obere Mittellinie erreichen, wo sie dann, zwischen dem Hornblatte und dem oberen häutigen Bogen (der *Membrana reuniens superior* von Rathke) gelegen, verschmelzen. Von diesem merkwürdigen Vorgange, nach dem somit die Cutis des Rückens — denn die genannten Ausläufer der Hautplatten sind nichts Anderes — von den ursprünglichen Seitenplatten der Embryonalanlage abstammen würde, hat zuerst Reichert Andeutungen gegeben (Nr. 189, S. 133, 164), doch rechnet er auch die *Membrana reuniens superior* zu seinem Hautsystem, was ich mit Remak für unrichtig halte. Im Uebrigen hat Remak einfach Reichert's Angaben bestätigt, ohne genauere Mittheilungen zu bringen. Was mich betrifft, so war ich früher dieser Darstellung wenig geneigt, ich habe jedoch bei wiederaufgenommenen Untersuchungen gefunden, dass von der Vereinigungsstelle der Hautplatten mit den Urwirbeln aus, die hinter dem Wolff'schen Gange liegt, Zellen sich ablösen und nach und nach zwischen Hornblatt und Muskelplatte sich hineinschieben. Wenigstens kann ich nur so eine Reihe von Beobachtungen deuten, in denen an der angegebenen Stelle spärlichere oder dichter stehende Zellen sich fanden, die bis zur Hautplatte reichten. Ich bin somit jetzt geneigt, der Ansicht der genannten Autoren mich anzuschliessen und bemerke nur noch, dass bei der Bildung des oberen Abschnittes des Gürtels der Extremitäten wohl unzweifelhaft Zellenmassen der Hautplatten nach dem Rücken heraufwuchern.

Ist die Hautschicht des Rückens einmal angelegt (Figg. 144, 145), so wird der Rücken langsam dadurch vollendet, dass erstens die knorpeligen Wirbelbogen, die mittlerweile entstanden sind, mit ihren oberen Enden in den ursprünglichen häutigen Bogen einander entgegen-

wachsen und endlich verschmelzen, was jedoch erst spät geschieht, zweitens die Hautplatten ebenfalls in der Mittellinie von beiden Seiten her sich vereinen und drittens die Muskelplatten auch nach oben Ausläufer senden, aus denen dann, zusammen mit den übrigen im Bereiche der Wirbelanlagen gelegenen Theilen derselben die vertebralen Muskeln sich gestalten. Zu der Muskelplatte des Rückens gesellt sich dann natürlich auch noch ein Ast des Spinalnervens, der *Ramus posterior*, der jedoch in frühen Zeiten noch nicht beobachtet ist.

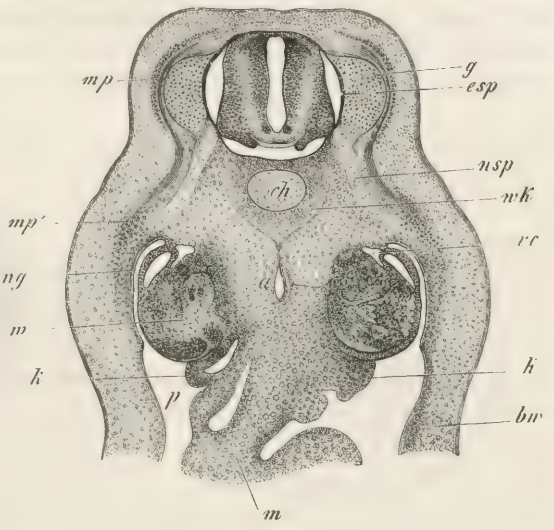


Fig. 147.

§ 19.

Erste Entwicklung des Säugethiereies nach der Furchung. Bildung der Keimblase und des Fruchthofes.

Nach der in den früheren §§ gegebenen ausführlichen Darstellung der ersten Entwicklung des Hühnchens gehe ich nun zu einer Besprechung derselben Vorgänge bei den Säugethieren über, wobei ich vorwiegend an die von mir specieller untersuchten Entwicklungsvorgänge des Kaninchens mich halte.

Im § 7 wurde bereits angegeben, dass das Säugethierei im Eileiter befruchtet wird, und gebe ich nun nachträglich nach Hensen ein Bild eines Kaninchencies aus dem Eileiter (Fig. 148), in welchem dieser Forscher innerhalb der *Zona pellucida* sich bewegende Samenfäden wahrgenommen hat. Nach der Befruchtung macht das Ei im Eileiter den oben beschriebenen totalen Furchungsprocess durch, in Folge

Fig. 147. Siehe die Erklärung Fig. 145 S. 218.

dessen der Dotter schliesslich in einen kugeligen Haufen zahlreicher kleiner Furchungskugeln von 20—45 μ Grösse übergeht. In dieser Gestalt tritt das Säugethierei, umgeben von der unveränderten äusseren Eihülle, der *Zona pellucida*, und beim Kaninchen auch umhüllt von einer mächtigen Eiweissschicht (s. Bischoff Nr. 5, Taf. III—VII) in den Uterus. Hier vergrössern sich nun sofort alle oberflächlichen

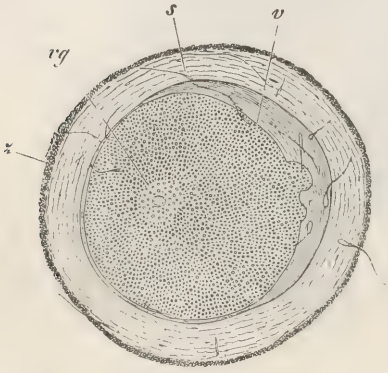


Fig. 148.

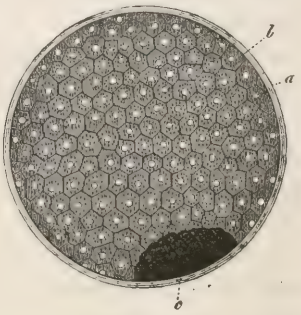


Fig. 149.

Furchungskugeln, erhalten scharfe Begrenzungen und polygonale Gestalt, und bilden so ein schönes Zellengewebe, ähnlich einem einfachen Pflasterepithel, so dass dann innerhalb der Dotterhaut und derselben dicht anliegend eine Blase sich befindet, welche aus einer einzigen Schicht mosaikartig angeordneter Zellen besteht (Fig. 149).

Diese Blase wurde schon von den Aelteren, Regner de Graaf und Cruikshank wahrgenommen und in unseren Tagen zuerst von Prévost und Dumas und v. Baer und dann auch von Barry und Coste gesehen und von letzterem mit dem Namen »*Vésicule blastodermique*« bezeichnet, was wir mit Bischoff Keimblase, *Vesicula blastodermica*, nennen können. Die erste genauere Beschreibung derselben vom Kaninchen und vom Hunde verdanken wir jedoch Bischoff, und wenn es ihm auch beim Meerschweinchen und Rehe nicht gelang,

Keimblase. *Vesicula blastodermica.*

Fig. 148. Ei eines Kaninchens aus der Tuba 14½ Stunden nach dem Belegen. *s* Spermatozoiden; *z* *Zona pellucida*; *v* Dotter; *vg* Keimbläschen. Vergr. 300mal. Nach Hensen.

Fig. 149. Kaninchenei aus dem Uterus, von circa 0,011 Par. Zoll Grösse, das innerhalb der *Zona pellucida* *a* die einschichtige Keimblase *b* und im Innern derselben einen Rest nicht verbrauchter Furchungskugeln *c* zeigt. Die in diesem Stadium noch ziemlich mächtige Eiweissschicht ist nicht dargestellt. Nach Bischoff Taf. VI, Fig. 35.

ihre Bildung genau zu verfolgen, so dass — sicherlich mit Unrecht — über seine früheren Aufstellungen Zweifel in ihm aufstiegen, so ist er doch der erste, der die Entwicklung dieser wichtigen Blase aus den Furchungskugeln und ihre Zusammensetzung aufgehellt und durch schöne Abbildungen versinnlicht hat. Später hat auch Coste in seinem grossen Werke (Nr. 2) die Keimblase des Kaninchens genauer verfolgt und auf Taf. III gut dargestellt.

Im Innern der Keimblase befindet sich Flüssigkeit und die centrale Masse der Furchungskugeln. Anfangs ist erstere spärlich und die Keimblase den inneren Kugeln noch dicht anliegend. Bald aber hebt sich die Blase an Einer Seite mehr ab, ihre Elemente wachsen und vermehren sich auch, während immer mehr Flüssigkeit zwischen der Blase und dem Reste der Furchungskugeln sich bildet, und so wird dieser Rest schliesslich an Eine Seite der Blase gedrängt (Fig. 149*c*), wo er zuerst eine halbkuglig vorspringende Masse, später eine mehr scheibenförmige Schicht bildet, deren Elemente als noch unveränderte Furchungskugeln anzusehen sind. Einmal gebildet, wächst die Keimblase sehr rasch und werden ihre Zellen immer deutlicher, während zugleich je länger je mehr Flüssigkeit im Innern auftritt, die wohl unzweifelhaft vom mütterlichen Organismus, d. h. vom Uterus, abstammt. So erreicht die Blase bald die Grösse von 0,7—1,0 mm, während die *Zona pellucida* sammt der beim Kaninchen sie umgebenden Eiweissschicht in eine einfache sehr zarte Hülle sich umwandelt.

Hat die Keimblase des Kaninchens 1,65—2,0 mm Durchmesser erreicht, so erscheint an Einer Stelle derselben ein runder weisslicher Fleck, der Fruchthof, *Area germinativa* der Autoren, den ich mit Coste als Embryonalfleck (*Area embryonalis. tache embryonaire*) bezeichnen will, und wird von dieser Stelle aus die Keimblase nach und nach doppelblättrig. Embryonalfleck.

Die Figg. 150 und 151 zeigen ein solches Ei des Kaninchens von 3,47 mm Länge und 2,85 mm Breite vom 7. Tage, das noch frei im Uterus lag, in zwei Ansichten. Die von der Keimblase etwas abstehende Eihaut *mo* besteht aus zwei Lagen. Die innere ist die *Zona pellucida*, zeigt scharfe Conturen und besitzt im Allgemeinen überall dieselbe Dicke von 11,0—11,5 μ, während eine nach aussen von ihr befindliche Lage, die als Rest der Eiweissschicht des Eileitereies sich darstellt, durch ihre wechselnde Dicke von 7—15 μ sich auszeichnet und überdiess stellenweise flache, warzenförmige Verdickungen zeigt, deren Dicke jedoch nicht mehr als das Doppelte der Eiweissschicht beträgt. Die Keimblase selbst ist wie das ganze Ei länglich rund und zeigt einmal einen runden weisslichen Fleck, den Embryonalfleck (Fruchthof) *ag* von 0,57 mm

Durchmesser genau in der Mitte der Keimblase, da, wo der längere und der kürzere Durchmesser derselben sich schneiden, und zweitens in einer ziemlichen Entfernung vom Fruchthofe eine leicht wellenförmige oder schwach gezackte unregelmässige Linie *ge*, welche die Stelle bezeichnet, bis zu welcher, vom Fruchthofe an gerechnet, die Keimblase doppelblätterig ist. Diese Linie erreicht nahezu den Aequator der Keimblase und lässt sich vor allem in der Ansicht von oben (Fig. 150) erkennen, dass dieselbe doch noch der Hälfte des Eies angehört, in welcher der Fruchthof seine Lage hat.

Fig. 150.

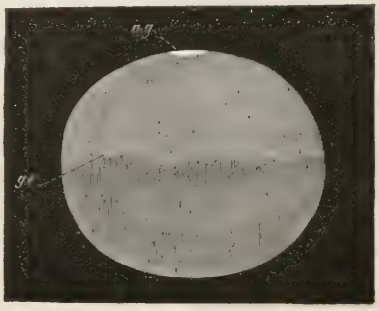


Fig. 151.

Bezüglich auf den Bau der Keimblase und des Embryonalfleckes eines solchen Eies, so ist Folgendes zu bemerken. Der Embryonalfleck besteht, wie an Falten und Durchschnitten leicht zu erkennen ist, ebenso wie die Keimblase in seiner Umgebung, aus zwei Schichten, einem äusseren und einem inneren Keimblatte, die, wie die weitere Entwicklung lehrt, dem Ectoderma und Entoderma des unbebrüteten befruchteten Blastoderma des Vogeleies gleichwerthig sind. Von diesen beiden Lagen ist die eine, und zwar die innere, am Fruchthofe genau ebenso beschaffen und ebenso dünn (von 7,6—11,0 μ) wie im doppelblätterigen Theile der Keimblase, wogegen das Ectoderma im Embryonalflecke 22 μ in der Breite misst, während dasselbe im übrigen Theile der Keimblase nicht mehr als 7—8 μ beträgt. Es beruht somit die grössere

Fig. 150. Ein Ei des Kaninchens aus dem Uterus von 7 Tagen und 3,47 mm Länge, von oben gesehen. *mo Zona pellucida* mit dem Reste der Eiweissschicht, eine äussere Eihaut darstellend und von der Keimblase künstlich abgehoben; *ag* Embryonalfleck (Fruchthof); *ge* Grenze des Entoderma oder die Linie, bis zu welcher die Keimblase doppelblätterig ist. Vergr. fast 10mal.

Fig. 151. Dasselbe Ei in der Seitenansicht dargestellt, mit Weglassung der äusseren Eihaut. Buchstaben wie vorhin. Vergr. fast 10mal.

Dicke der Keimblase am Embryonalflecke einzig und allein auf der grösseren Dicke des Ectoderma, und ist Bischoff im Unrecht, wenn er auf Taf. VIII, Fig. 40 *D*, auch am Entoderma des Embryonalfleckes des Kaninchens eine Verdickung zeichnet. Trotz seiner bedeutenderen Dicke ist übrigens auch das äussere Keimblatt am Embryonalflecke einschichtig und besteht aus walzenförmigen kernhaltigen Elementen von 11—15 μ Breite, wogegen die Zellen des Entoderma hier 19—26 μ in der Breite messen und so abgeplattet sind, dass die Stellen, wo die 11—22 μ grossen Zellenkerne sitzen, oft als Verdickungen erscheinen. Beiderlei Zellen sind von der Fläche zierlich polygonal, wie Pflasterepithelien.

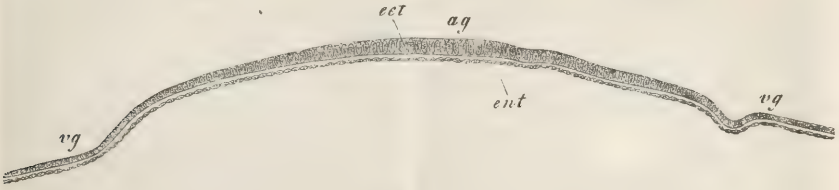


Fig. 152.

Fig. 153.

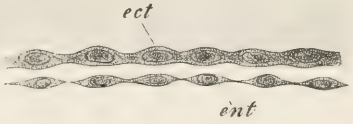


Fig. 154.

Die Zellen des Ectoderma des Embryonalfleckes gehen in die Elemente der äusseren ursprünglichen Schicht der Keimblase über und stellen somit beiderlei Elemente eine vollkommen geschlossene einschichtige Blase dar. Dagegen setzt sich das Entoderma des Embryonalfleckes nur bis zur Linie *ge* auf die Keimblase fort und ist somit die innere Lamelle der Keimblase in diesem Stadium noch von Kelchform. In der Keimblase sind beide Lagen ungefähr gleich dick und die Ele-

Fig. 152. Durchschnitt durch den noch runden Embryonalfleck (Fruchthof) eines Kanincheneies von 7 Tagen. Vergr. 80mal. *ag* Fruchthof; *vg* Keimblase; *ent* Entoderma; *ect* Ectoderma.

Fig. 153. Ein Theil des Embryonalfleckes (Fruchthofes) der Fig. 152, 360mal vergr. Buchstaben wie dort.

Fig. 154. Ein Theil des doppelblättrigen Abschnittes der Keimblase der Fig. 152, 360mal vergr. Buchstaben wie dort.

mente abgeplattet und von der Fläche polygonal, doch treten auch hier am Entoderma die Kernstellen der Zellen bauchig vor, während diess am Ectoderma nicht oder nur andeutungsweise der Fall ist. Abgesehen hiervon, sind die Zellen beider Blätter der Keimblase auch in der Grösse und im Inhalte etwas verschieden und messen die Zellen des Entoderma im Mittel 20—25 μ und führen zahlreiche dunkle feine Körnchen wie Fett, während die des Ectoderma 30—38 μ im Breitendurchmesser betragen, blass erscheinen und nur ganz wenige feine Moleküle enthalten.

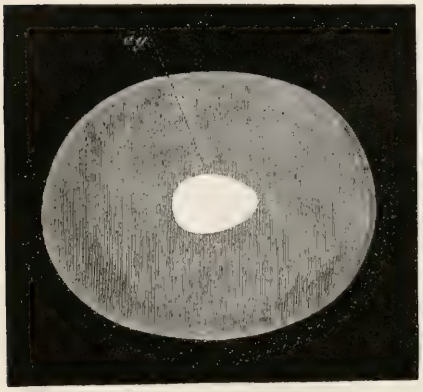


Fig. 155.

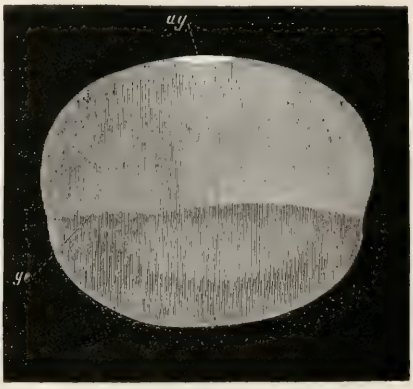


Fig. 156.

In weiterer Entwicklung dehnt sich das innere Blatt der Keimblase immer weiter gegen den dem Embryonalflecke gegenüberliegenden Pol aus und wird die *Area embryonalis* selbst birnförmig. Ein solches Ei ohne Eihaut zeigen die Figuren 155 und 156, das demselben Uterus entstammt wie die Figuren 150 und 151. Dasselbe maass in der Länge 4,4 mm, in der Breite 3,5 mm und besass eine ovale Area von 1,3 mm Länge und 0,8 mm grösster Breite, während das Entoderma den Aequator der Keimblase bereits etwas überschritten hatte. Im Uebrigen scheint zwischen der Form und Grösse des Embryonalfleckes und der Ausdehnung des innern Blattes der Keimblase kein ganz constantes Verhältniss zu bestehen, denn ich fand bei einem andern 7 Tage trächtigen Kaninchen an einem Eie von nur 2,2 mm Länge und 1,88 mm Breite mit fast rundem Flecke (von 0,62 : 0,55 mm) das Entoderma der Keimblase

Figg. 155 und 156. Eier des Kaninchens von 7 Tagen ohne äussere Eihaut von der Seite und von der Fläche. Länge 4,4 mm. *ag* Embryonalfleck (*Area germinativa*); *ge* Stelle, bis zu welcher die Keimblase doppelblättrig ist. Vergr. 10mal.

so weit entwickelt, dass es nur noch $^1/_6$ der Keimblase unausgekleidet liess.

Während die genannten Umänderungen an der Keimblase vor sich gehen und noch bevor dieselbe ganz und gar doppelblättrig geworden ist, treten auf dem Embryonalflecke die ersten Spuren der Primitivorgane des Embryo auf, wie wir diess in dem nächsten § ausführlich schildern werden. Vorher ist noch die wichtige Frage zu erörtern, wie der Embryonalfleck entsteht und in welcher Weise die Keimblase zwei Blätter erhält.

Entstehung des Embryonalfleckes.

Gehen wir davon aus, dass die eben gebildete einschichtige Keimblase, wie wir oben sahen, an Einer Stelle einen Rest der Furchungskugeln oder genauer bezeichnet die ganze innere Masse der Furchungskugeln enthält, so kann es nach den genauen Beschreibungen und Abbildungen von Bischoff vom Kaninchen und Hunde keinem Zweifel unterliegen, dass der genannte Rest der Furchungskugeln an einer Stelle der grösser werdenden Keimblase liegen bleibt und hier nach und nach zu einer flachen Scheibe sich ausbreitet, welche die Anlage des inneren Keimblattes oder des Entoderma ist. Nach und nach wird diese Scheibe zu einer einschichtigen Platte, wie sie Coste abbildet, und von dieser Platte aus verdoppelt sich dann die Keimblase, indem die Zellen derselben in der Fläche zu wuchern beginnen und so die Platte an der Innenfläche des Ectoderma immer weiter sich vorschiebt. Das Auftreten und die Bildung des Embryonalfleckes hat mit dem Reste der Furchungskugeln nichts weiter zu thun, mit andern Worten und genauer bezeichnet ist der dunkle runde Fleck an der Keimblase, den die anliegenden Reste der Furchungskugeln erzeugen, nicht der Embryonalfleck. Dieser bildet sich vielmehr erst, nachdem der Rest der Furchungskugeln zur Anlage des Entoderma und somit unscheinbar geworden ist, und verdankt seinen Ursprung einzig und allein einer örtlichen Verdickung des Ectoderma, welche durch Wucherungen und Umgestaltungen der Zellen desselben hervorgebracht wird.

Diesem zufolge ist das Primitivorgan, von welchem die Entwicklung des Säugethieres ausgeht, eine einschichtige Blase, welcher an Einer Stelle in beschränktem Umfange noch ein inneres Blatt anliegt, von welchem aus dann die Blase in zweiter Linie doppelblättrig wird.

Anmerkung. Nachdem die Entwicklungsgeschichte der Säugethiere in den 40ger Jahren in der bekannten glänzenden Weise durch Bischoff inaugurirt worden war, hätte man erwarten können, dass auch dieses Gebiet bald in derselben Weise eine ausführliche Bearbeitung finden würde, wie diess bei den Vögeln durch Remak der Fall war. Allein dem war nicht so, und

finden wir — wenn wir von den Untersuchungen über die anomale Entwicklung des Meerschweinchens durch Bischoff und Reichert absehen — während langer Jahre in der Literatur nichts verzeichnet als die fragmentarischen Mittheilungen von Remak über die Keimblase des Kaninchens (Nr. 9, S. 83), von Coste (Nr. 2) über verschiedene Säuger und von Bischoff über das Reh (Nr. 5c). Und doch musste es von dem grössten Interesse erscheinen, auch die Säugethierembryonen auf ihre histologischen Verhältnisse zu untersuchen und die bereits gewonnenen morphologischen Ergebnisse an Quer- und Längsschnitten zu prüfen.

Die Neuzeit scheint nun endlich diese Lücke ausfüllen zu wollen, und kommt Victor Hensen das Verdienst zu, die Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens in einer Weise in Angriff genommen zu haben, die den strengsten Anforderungen der Wissenschaft entspricht. Allerdings lagen von diesem Autor bis vor kurzem nichts vor als einige aphoristische Mittheilungen (Nr. 114) und einige wenige Abbildungen (Archiv für Ohrenheilkunde Bd. VI, 1873, Taf. I), allein es liess sich schon aus diesen ein sicherer Schluss auf die Wichtigkeit der betreffenden Untersuchungen machen, und jetzt ist nun auch eine grössere Arbeit Hensen's theils schon erschienen (Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens in Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. I, S. 214—270, mit 2 Tafeln), theils eben im Drucke (im 3. Hefte der genannten Zeitschrift, von welcher Arbeit mir die Correcturbogen 1 und 2 zur Verfügung standen), welche mein Urtheil über diese Forschungen voll rechtfertigt.

Angeregt durch die von Hensen erhaltenen Resultate, habe auch ich im Sommer 1875 mich an die Untersuchung des Kaninchens gemacht und über 120 Eier der jüngeren Stadien (bis zum 11. Tage) diesem Zwecke geopfert, und während des Niederschreibens dieser Zeilen erhalte ich auch eine Mittheilung von Lieberkühn (Marburger Sitzungsberichte Nr. 5. 6. 1875), aus der hervorgeht, dass auch dieser Forscher mit Glück an diesen schwierigen, aber lohnenden Gegenstand sich gemacht hat, einige ältere kleine Mittheilungen von Götte und Weil nicht zu vergessen.

Die Untersuchung der ersten Entwicklung des Kaninchens an Flächenbildern, Querschnitten und Längsschnitten liefert so auffallende und interessante Ergebnisse, dass ich keiner Rechtfertigung zu bedürfen glaube, wenn ich die erste Entwicklung dieses Thieres an der Hand einer grösseren Zahl von Abbildungen ausführlicher schildere und hierbei selbstverständlich besonders die Puncte hervorhebe, die Abweichungen vom Typus der Vögel darstellen.

In Betreff meiner eigenen Untersuchungen über das Kaninchen bemerke ich noch folgendes. Die meisten Weibchen wurden unmittelbar, nachdem sie gelegt hatten, oder einige Stunden nachher, zum Männchen gelassen, und von einem Diener der Zeitpunct der ersten Begattung aufgeschrieben, worauf dann das Männchen noch etwa einen halben Tag beim Weibchen gelassen wurde. Alle Angaben über das Alter der Embryonen sind vom Zeitpuncte der ersten Begattung an gerechnet und sind daher zu hoch gegriffen, doch schien es mir gerathener, in dieser Weise vorzugehen, als willkürlich eine gewisse Zahl von Stunden abzuziehen, als welche nach den bisherigen Erfahrungen (S. bei Hensen S. 224) etwa 10 gewählt werden dürften. In dieser Beziehung berücksichtige man ferner, dass niemals die bei Einem Kaninchen gefundenen Embryonen oder Eier auf dem nämlichen Entwicklungsstadium sich befinden,

vielmehr sind ohne Ausnahme die weiter unten im Uterus gelegenen entwickelter, und können so die Unterschiede, wenn 3 oder 4 Embryonen in Einer Uterushälfte sich befinden, ganz erhebliche sein. Womit diess zusammenhängt, ist nicht ausgemacht, möglicherweise damit, dass nicht alle Eier zu gleicher Zeit aus dem Eierstocke austreten, und somit auch nicht gleichzeitig befruchtet werden (s. bei Hensen S. 223), auf jeden Fall aber ergibt sich aus dieser Thatsache noch entschiedener, dass eine genaue Zeitbestimmung des Alters der befruchteten Eier Eines und desselben Kaninchens eine Unmöglichkeit ist. — So misslich die angegebenen Verhältnisse nach der einen Seite sind, so fördernd sind sie nach einer anderen, indem sie dem Beobachter die Möglichkeit an die Hand geben, mit Leichtigkeit eine Reihe nahe aufeinander folgender Entwicklungsstufen zu gewinnen, ohne zu dem wenn auch sinnreichen, doch zeitraubenden operativen Verfahren von Bischoff des Ausschneidens eines Theiles der Uterushälften nach der andern greifen zu müssen.

Ueber die Behandlung des trächtigen Uterus und des Eies erwähne ich folgendes. Nach Hensen schnitt ich den frischen Uterus am freien Rande in Müllerscher Flüssigkeit auf und untersuchte die Eier, so lange sie noch frei im Uterus lagen, frisch in Müllerscher Flüssigkeit oder legte sie in Ueberosmiumsäure von 5 pro Mille, so lange bis dieselben einen schwachen dunklen Schimmer annahmen, was annähernd eine Stunde dauerte, worauf dieselben dann in verdünnten Spiritus und nach 12 Stunden in einen Alcohol von 33° kamen. Waren die Eier schon an der Uteruswand angewachsen, so wurde die betreffende Stelle an der freien Seite aufgeschnitten, wobei die Keimblase natürlich mit geöffnet wurde und das ganze herausgeschnittene Stück des Uterus in einem Schälchen mit Wachs, mit Ueberosmiumsäure von 1 pro Mille übergossen, vermittelst Nadeln aufgespannt. Nach einigen (4—6) Stunden liess sich dann die ganze Keimblase von dem aufgeschnittenen Theile her meist mit Leichtigkeit ablösen, und wurde dieselbe dann, wie vorhin bemerkt, noch einige Stunden mit Ueberosmiumsäure von 5 pro Mille behandelt, bevor sie in Alcohol kam. Neben diesem Verfahren wandte ich auch mit Hensen Müller'sche Flüssigkeit an, die ebenfalls eine gute Isolirung der festsitzenden Keimblasen ermöglicht und die Embryonalanlagen gut erhält, doch fand ich, dass die Ueberosmiumsäure bestimmtere und schärfere Bilder gibt und auch die Embryonalanlagen auf die Dauer vortrefflich conservirt. In Alcohol aufbewahrte Embryonalanlagen allen Alters sind jetzt nach 6 Monaten und mehr vollkommen untadelig, wenn sie nicht durch Osmium von Anfang an zu dunkel geworden waren, und ebenso haben sich auch in flüssigen Canadabalsam eingelegte und gut zugekittete junge Embryonen prächtig erhalten.

Zur Anlegung von Schnitten durch diese Embryonen versuchte ich erst den von Hensen erfundenen Schnittapparat, der das Schneiden unter einem pankratischen Mikroskope ermöglicht, und fand ich ebenso wie Hensen diese Methode ganz vorzüglich, wenn man darauf eingeübt ist. Da dieselbe jedoch sehr zeitraubend ist, so wandte ich mich einem einfacheren Verfahren zu und schnitt junge Embryonalanlagen einfach aus der Hand mit dem Rasirmesser in der alten Weise, in der H. Müller und ich seiner Zeit *retinae* geschnitten und die ich auch vor langen Jahren auf Hühnerembryonen übertragen hatte (Siehe einen Theil der Abbildungen in der ersten Auflage dieses Werkes). Ausserdem wurden Embryonen allen Alters auch in Rückenmark oder Paraffin mit Leinöl eingelegt geschnitten und hierbei noch bessere und ganz untadelige

Schnitte gewonnen. In der Mehrzahl der Fälle wurden die Schnitte nicht weiter behandelt und einfach in gewohnter Weise in Balsam eingelegt, wobei ich bemerke, dass ich bei allen schwierigen Objecten die Schnitte schon vor dem Einlegen, gleich nachdem sie in Creosot durchsichtig gemacht worden waren, untersuchte, da ich gefunden habe, dass der Balsam doch gewisse Veränderungen hervorbringt, die es gut ist zu kennen. In Betreff der Ueberosmiumsäure kann ich sagen, dass dieselbe die Elementartheile von Säugethierembryonen in der angegebenen Verdünnung im Ganzen sehr gut erhält und mir hier brauchbarer erschien als beim Hühnerembryo. Aus diesem Grunde wurden auch nur wenige Schnitte gefärbt. Da ich jedoch ermittelt habe, dass Picrocarmin nach dünner Ueberosmiumsäure noch ganz gute Wirkung gibt, so wurde dieser Farbstoff in einigen Fällen mit gutem Erfolge angewandt, in der Art, dass die ganzen Embryonen vor dem Schneiden gefärbt wurden.

Zwischen den Ergebnissen, die Bischoff seiner Zeit erhielt und denen von Hensen und mir finden sich gewisse Abweichungen, aber auch Hensen und ich erhielten nicht überall dieselben Bilder, und unterliegt es keinem Zweifel, dass an diesen Verschiedenheiten vor Allem die angewandten Untersuchungsmethoden Schuld sind. Es wird daher der nächsten Zeit vor Allem die Aufgabe zufallen, die verschiedenen Conservirungsflüssigkeiten nach dieser Seite zu prüfen, um ausfindig zu machen, welches Mittel das Beste ist. Wie für das Hühnchen, so glaube ich jedoch auch hier schon jetzt sagen zu dürfen, dass keine Lösung zur Erhaltung der Formen besser ist als eine vorsichtig angewandte Ueberosmiumsäure.

Ich beleuchte nun noch kritisch die Angaben anderer Autoren über die Art und Weise der Entstehung des Embryonalfleckes oder des Fruchthofes der Autoren und der Verdoppelung der Keimblase. Beim Kaninchen lässt Bischoff aus den oberflächlichen Furchungskugeln, indem sie zu Zellen sich gestalten, eine einschichtige Blase sich bilden, während der Rest der Kugeln jenen noch einige Zeit bemerkbaren Haufen darstelle, nach und nach aber, während das Ei wachse, zur Zellenbildung verwendet werde, und endlich die ganze innere Fläche des Eies in einer membranartigen Schicht auskleide (Nr. 5, S. 90). Was den Embryonalfleck anlangt, so hat Bischoff denselben bei Kanincheneiern von 1,1 mm ($^1/_2$‴) noch nicht vorgefunden, wohl aber bei solchen von 1,65 mm ($^3/_4$‴), seine Entwicklung jedoch nicht genau verfolgt, doch hält er es für möglich, dass derselbe von dem Ueberreste der Furchungskugeln abzuleiten sei. (S. 92.) Mit dieser Vermuthung vereint es sich aber nicht gut, dass B. an den Eiern von 1,1 mm Durchmesser weder eine Spur der *Area embryonalis*, noch auch des Restes der Furchungskugeln auffand. Bei dem Ei von 1,65 mm beschreibt B. die *Area* als eine stärkere Ansammlung von Zellen und Zellenkernen, die eine Verdickung der Keimblase bewirkte, dagegen vermochte er bei Eiern von 3,85 mm ($1^3/_4$‴) am Embryonalflecke und etwas über denselben hinaus zwei Lagen zu erkennen, indem sich hier an der innern Seite der Keimblase eine sehr dünne Schicht von sehr zarten Zellen zu bilden oder von ihr abzulösen begonnen hatte. (S. 93). Bei Eiern endlich von 6,6 mm Länge: 5,5 mm Breite (3‴ : $2^1/_2$‴) fand B. die Keimblase weit über den Embryonalfleck hinaus doppelblätterig (l. c. Taf. VIII Fig. 41) und an jedem Blatte in der *Area embryonalis* eine Verdickung, welche letztere Angabe nach meinen Erfahrungen für das Entoderma bestimmt unrichtig ist.

Beim Hunde lässt Bischoff den Embryonalfleck aus einigen von

der Theilung des Dotters übrig gebliebenen Kugeln seinen Ursprung nehmen, (Nr. 5*a* S. 67), und ferner nimmt er an, dass das innere Blatt der Keimblase eine vom Embryonalflecke aus peripherisch sich weiter ausbreitende Zellenbildung und Ablagerung an der Innenfläche des äusseren Blattes sei, Annahmen, welche an Bestimmtheit zu wünschen übrig lassen. Im übrigen will Bischoff auch an Hundeeiern von 4,5 mm Länge und 2,3 mm Breite an beiden Blättern in der *Area embryonalis* eine Verdickung wahrgenommen haben (S. 63, 64), womit jedoch in Widerspruch steht, dass die Abbildung (Taf. V Fig. 31*D*) im innern Blatte von einer Verdickung Nichts zeigt.

Die Angaben anderer Autoren über diese wichtige Frage sind folgende. Die Abbildungen und Tafelerklärungen des grossen Werkes von Coste (Nr. 2 Taf. III) ergeben, dass dieser Forscher bestimmter als Bischoff im Zusammenhange mit der Vergrösserung der Keimblase eine Verkleinerung und Zunahme ihrer Zellen an Zahl wahrgenommen hat, welche er von einer Vermehrung derselben ableitet. Den Rest der Furchungskugeln in der Keimblase anlangend, so hat Coste erstens eine zunehmende Verkleinerung derselben, die er von fortgesetzten Theilungen abhängig macht, wahrgenommen, und zweitens spricht er auch von einer allmäligen Abnahme des Haufens dieser Elemente an Masse und von einer Aufnahme (Incorporation) derselben in die Wand der Keimblase, und sagt schliesslich (Erklärung der Fig. 6), dass da, wo der Rest der Furchungskugeln lag, später kleine, regelmässig angeordnete Zellen sich finden (Fig. 6), welche in der Wand der Keimblase selbst einen runden Fleck, den Embryonalfleck (*tache embryonnaire*) bilden. Welchen Bau dieser Fleck hat und wie der Rest der Furchungskugeln zu den ursprünglichen Elementen der Keimblase sich verhält, erfährt man jedoch nicht, obschon allerdings als wahrscheinlichste Deutung der Abbildungen von Coste die erscheint, dass der Rest der Kugeln in einfacher Schicht innen an der Keimblase sich anlege und nicht den Embryonalfleck, sondern die erste Anlage des Entoderma darstelle.

Hensen sagt in seinen früheren Mittheilungen (Nr. 114) einfach, dass beim Kaninchen die Keimscheibe in der von Coste geschilderten Weise entstehe. Neu und wichtig ist dagegen die Bemerkung, dass dieser Fleck zunächst aus zwei Lagen einfacher Epithelzellen bestehe, von denen die innere abgeplattete, die äussere cylindrische Zellen besitze, mit welcher Angabe ich, wie aus dem Texte zu ersehen, vollkommen übereinstimme. Beim Meerschweinchen bildet sich nach Hensen am 8. Tage in dem Haufen von Furchungskugeln eine Höhle, deren Wand aus der Zellenmasse des äusseren (animalen) Keimblattes besteht, während aussen an dieser Blase ein Haufen von Furchungskugeln sich erhält, der später die animale Blase umwächst, und dem innern Keimblatte des Kaninchens homolog ist. Während diess geschieht, ist das animale Blatt an Einer Stelle dünn geworden, und besteht somit die fertige Keimblase des Meerschweinchens aus einem äusseren gleichmässig dicken Blatte, dem Entoderma, und einem nach innen davon gelegenen Ectoderma, welches an einer Stelle eine Verdickung, den Embryonalfleck (Fruchthof) zeigt. Abgesehen von der Umkehrung der Keimblätter, findet sich somit dasselbe wie beim Kaninchen, und hat hier Hensen bestimmt gesehen, dass das Entoderma aus dem Reste der Furchungskugeln sich bildet. In seinen neuesten ausführlichen Mittheilungen (l. s. c.) spricht sich Hensen noch bestimmmter in diesem Sinne aus, und hebe ich noch besonders folgendes her-

vor. Wie Barry sah Hensen das erste Auftreten der Höhle der späteren Keimblase in Gestalt eines im Querschnitte halbmondförmigen Raumes (S. 260). Die Zellen des inneren Blattes der Keimblase sieht Hensen durch Ausläufer verbunden, und schildert er auch das Wachsthum dieses inneren Blattes so, als ob sternförmige Zellen dabei eine Rolle spielten, zu welchen Angaben ich mir die Bemerkung erlaube, dass ich im Entoderma stets nur pflasterförmige Zellen gefunden habe und die Zellennetze für Kunsterzeugnisse halten muss. Auffallend ist die Angabe Hensens, dass der Embryonalfleck (Keimscheibe H.) anfangs nur wenige tausendstel Millimeter messe, und dann im runden Zustande bis zu 0,89 mm heranwachse, und vermisse ich Belege für die erste Angabe.

Weitere einzelne Mittheilungen über junge Kaninchenei er geben Remak, Reichert, Götte und C. Weil, von denen die ersten beiden Hensen vorangehen. Remak (Nr. 9, S. 83) schildert eine Keimblase, deren Alter und Grösse leider nicht angegeben sind, die jedoch offenbar in einem jüngeren Stadium sich befand, da sie noch von einer dicken Lage einer hellen geschichteten Substanz umhüllt war, die man, wie Remak annimmt, ohne zureichende Gründe als Eiweiss zu bezeichnen pflege. Diese Blase war einschichtig mit polyedrischen Zellen von 22 μ, die nach Zusatz von Essigsäure von 0,2% eine dunkle Zellenmembran und einen oder zwei Kerne mit einem oder zwei Nucleolis darboten. Eine *Zona pellucida* war dagegen nicht zu erkennen und ebenso wenig eine *Area embryonalis*, oder ein Rest von Furchungskugeln im Innern der Blase. Ein etwas älteres Ei zeigte eine *Area* mit zwei Zellenlagen, von denen im Gegensatze zu Bischoff die äussere hell, die innere mehr körnig war, wie solche Zellen auch die übrige Keimblase bildeten. Remak ist daher geneigt, die ursprüngliche einschichtige Keimblase von Einer Stelle aus, die zum Embryonalflecke würde, durch Zellentheilungen in zwei Lagen sich sondern zu lassen, so dass demnach die zweite anfangs unvollkommene Lage das äussere Keimblatt wäre. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, dass diese Auffassung unrichtig ist, und ebenso erwecken auch die Angaben über das jüngere Ei gewisse Bedenken, da dasselbe sicherlich eine *Zona* besass, welche Remak nicht fand.

Reichert (Nr. 6, S. 189) lässt beim Kaninchen nach der Furchung erst eine einschichtige Blase sich bilden. An der Innenseite derselben legt sich der Rest der Furchungskugeln an und stellt die Anlage des Embryonalfleckes dar, womit das gebildet ist, was Reichert den bläschenförmigen Embryo nennt. Die erläuternde Fig. 42 auf Taf. VIII wird als eine »schematische« bezeichnet und ist dies in einem solchen Grade, dass ausser der *Zona* kein Theil derselben die Natur wiedergiebt. Bei einem 6 Tage trächtigen Kaninchen, nach welchem Reichert sein Schema entworfen hat, ist nicht nur das äussere Keimblatt (Umhüllungshaut, Reichert) viel dünner als R. zeichnet, sondern und vor Allem der »Bildungsdotterrest (Embryonalfleck, Coste), aus welchem die Primitivorgane des Wirbelthierkörpers hervorgehen«, wie Reichert sagt, niemals in dieser Weise vorhanden, sondern nur als einschichtige dünne Lage da, welche einfach die Anlage des inneren Keimblattes ist.

Götte (Nr. 109, S. 866) hat folgende Angaben über das Kaninchen. An Eiern von circa 1 mm unterschied er die aus flachen zusammenhängenden Zellen gebildete Keimblase; weniger deutlich erschien der Zellenhaufen, den alle Beobachter an ihrer inneren Oberfläche sehen. An Eiern von 2—3 mm war dagegen diese Bildung sehr deutlich als dunkler Fleck oder Zellenhaufen

mit einem breiten hellen Hofe, welcher von einer dünnen Ausbreitung der Zellenanhäufung herrührte (vegetatives Blatt der Autoren). Von dem kreisförmigen Rande dieser zarten Schicht wachse alsdann ein Ring gegen das Innere der Keimblase vor und schliesse sich bald zu einer continuirlichen Haut, welche sich an jene Zellenschicht, aus deren Umschlag sie hervorging, anlege. Vergleiche man diese Thatsachen mit seinen Erfahrungen über die Bildung des Keimes von Knochenfischen, Vögeln und Batrachiern, so ergebe sich, dass das sogenannte vegetative Blatt des Kaninchens mit dem oberen Keimblatte der übrigen Wirbelthiere übereinstimme und dass ein bisher übersehener Umschlag desselben eine secundäre Keimschicht erzeuge, woraus wahrscheinlich mittleres und unteres Keimblatt hervorgehen.

An diesen Angaben von Götte ist nur das richtig, dass an Eiern von 2—3 mm ein dunkler Fleck sich findet, der in weitem Umfange von einem hellen Hofe umgeben ist. Dieser Fleck ist jedoch nicht der vielbesprochene Zellenhaufen oder der Rest der Furchungskugeln, sondern der Embryonalfleck oder Fruchthof, d. h. eine Verdickung des äusseren Keimblattes, während der helle Fruchthof vom inneren Keimblatte herrührt. Ein Umschlag dieses Blattes, den Götte so sehr betont, ist bestimmt nicht vorhanden, und wächst das innere Blatt, wie ja schon Bischoff ganz richtig angibt, einfach innen am äusseren Blatte fort, bis die Keimblase doppelblätterig ist. Somit ist Götte's Schilderung der Entstehung der Keimblätter der Säugethiere, in der ohnehin das äussere Blatt (d. h. die zuerst entstehende Lamelle der Keimblase) gar keine Verwerthung gefunden hat, ohne jeden thatsächlichen Boden.

C. Weil sah am Ende des 3. Tages eine einschichtige Keimblase mit einem innen anliegenden Haufen von Zellen. Die *Zona* war sehr verdickt und eine von ihr getrennte Eiweissschicht nicht wahrnehmbar. An Eiern, die 5 Tage und 9 Stunden alt waren, war die *Zona* ebenfalls sehr dick. Eine Verdickung (Fruchthof) war an der einschichtigen Keimblase nicht wahrzunehmen, ebenso wenig eine Spur des früheren inneren Zellenhaufens. Am Ende des 6. Tages endlich war der Embryonalfleck da und aus zwei Zellenlagen gebildet, während die übrige Keimblase einschichtig war.

Endlich ist noch die neueste Mittheilung Lieberkühn's zu erwähnen (l. s. c.), die die Keimblase des Maulwurfes schildert. Ueber die erste Entstehung der Keimblase und der *Area embryonalis* meldet L. nichts, dagegen beschreibt er an einer Keimblase von 2 mm den Embryonalfleck (Fruchthof) doppelblättrig und die äussere Lage stärker, aus nahezu kugeligen Zellen gebildet, deren mehrere übereinander liegen, ohne dass es zu einer Schichtung kommt, während die innere äusserst dünne Lage aus platten Zellen bestand. Von dieser inneren Lage nimmt L. wohl mit Unrecht an, dass sie allein in den einschichtigen Theil der Keimblase sich fortsetzte, es sei denn, dass hier Verhältnisse vorkämen wie beim Meerschweinchen. An einem etwas älteren Ei mit einer *Area embryonalis* von fast 1 mm Länge, das aber noch keinen Primitivstreifen zeigte, unterschied L. bereits 3 Blätter, welche jedoch nur im vorderen Theile scharf geschieden waren, während hinten Ectoderma und Mesoderma verschmolzen waren. Demzufolge leitet L. das Mesoderma, wie ich, vom Ectoderma ab, womit jedoch nicht ganz stimmt, dass in der Mitte des betreffenden Fruchthofes das Mesoderma wohl vom Ectoderma, nicht aber vom Entoderma geschieden war. Im Widerspruche mit Hensens und meinen Erfahrungen am Kaninchen ist auch (s. unten), dass L. das Mesoderma zuerst

vorn am Embryonalflecke auftreten lässt, während wir dasselbe hinten zuerst wahrnahmen. Sollte etwa zu der genannten Zeit beim Maulwurfe das Vorne und Hinten an der *Area* nicht bestimmt zu erkennen sein?

Alles zusammengenommen, scheint mir doch auch die Mehrzahl der vorliegenden anderen Beobachtungen dafür zu sprechen 1) dass der Rest der Furchungskugeln zur Anlage des Entoderma wird, und 2) dass der Embryonalfleck oder der Fruchthof der Aelteren bei seinem ersten Auftreten Nichts ist, als eine etwas dickere Stelle des Ectoderma.

§ 20.

Erstes Auftreten des Säugethierembryo auf dem Fruchthofe.

Erstes Auftreten des Primitivstreifens.

Während die im vorigen § geschilderten Veränderungen vor sich gehen und bevor noch die Eier im Uterus sich festsetzen, treten auf dem Embryonalflecke die ersten Spuren des Embryo auf in einer Weise, von der auch die sorgfältigen Darstellungen Bischoff's keine Andeutung geben und die bis jetzt einzig und allein Hensen gesehen zu haben scheint. (S. dessen Fig. 17 *A*). Es bildet sich nämlich am hintersten Ende des birnförmigen Embryonalfleckes eine rundliche Verdickung, welche allmälig nach vorn in einen kegelförmigen Anhang sich verlängert und so in einem gewissen Stadium die keulenförmige Gestalt zeigt, die die Fig. 157 wiedergibt. Dass diese Verdickung nichts anderes ist, als die erste Andeutung des Primitivstreifens, lehren die weiteren Stadien, und gebe ich zum Belege sofort noch eine andere Abbildung von einem 8 Tage trächtigen Kaninchen (Fig. 158), welche den Primitiv-

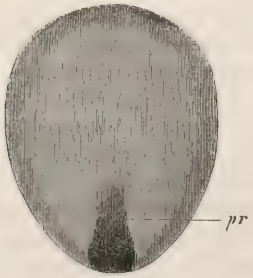


Fig. 157.

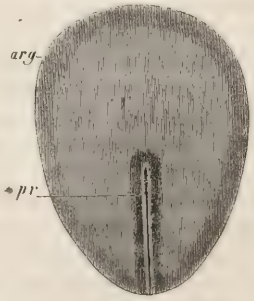


Fig. 158.

Fig. 157. *Area embryonalis* (Embryonalfleck) eines Kaninchencies von 5 mm von 7 Tagen. Länge des Embryonalfleckes 1,61 mm. Vergr. fast 30mal. *pr* Primitivstreifen, erste Anlage.

Fig. 158. Embryonalfleck (Fruchthof) eines Kaninchencies von 8 Tagen. Grösse des Embryonalfleckes 1,73 mm. *arg Area embryonalis*; *pr* Primitivstreifen mit Rinne. Vergr. etwa 22mal.

streifen mit der Primitivrinne unverkennbar zeigt, jedoch vorläufig nicht weiter besprochen werden kann.

Das erste Auftreten des Primitivstreifens habe ich bis jetzt nur bei Einem einzigen 7 Tage trächtigen Kaninchen gesehen, welches 7 freie Eier im Uterus enthielt, von denen 6 den Primitivstreifen zeigten, während das siebente, und zwar das oberste im linken Uterus, eine noch fast runde *Area embryonalis* besass, ein Ei, das schon im vorigen § wegen der bedeutenden Entwicklung des Entoderma seiner Keimblase erwähnt wurde. Die weiter entwickelten Eier maassen 4,0—5,0 mm in der Länge und 3,5—4,1 mm in der Breite. Bei allen war die innere Lamelle der Keimblase oder deren Entoderma weit in die distale Seite der Keimblase hineinentwickelt, bei keinem jedoch ganz geschlossen. Von entwickelteren Zöttchen der äusseren Eihaut, wie sie Bischoff selbst bei noch kleineren Eiern zeichnet (l. c. Fig. 41), zeigten diese Eier nichts, doch besassen einige derselben kleine warzenförmige Vorsprünge der Eiweissschicht, ähnlich den früher schon beschriebenen.

Die *Areae embryonales* dieser Eier waren alle eiförmig und maassen in der Länge von 1,28 mm—1,61 mm, in der Breite 0,93—1,07 mm. Auffallend war, dass dieselben zur Längsaxe der Eier durchaus nicht immer dieselbe Stellung besassen. Zwei waren mit ihrer längeren Axe der Längsaxe der Eier gleich gelegen, bei zwei anderen bildeten die genannten Axen einen spitzen Winkel, bei Einem standen dieselben im rechten Winkel, und bei dem sechsten Eie liess sich die Sachlage wegen der gedrückten Form des Eies nicht bestimmen.

Was nun die Hauptsache, das Auftreten des Primitivstreifens anlangt, so zeigt die Fig. 157 das Maximum seiner bei diesen Eiern beobachteten Entwicklung. Die Länge des ganzen Gebildes betrug in diesem Falle 0,45 mm, die Breite am hinteren dickeren und dunkleren Theile 0,25 mm, am vorderen helleren Anhange dagegen nur 0,11—0,15 mm. An einem Längsschnitte ergab sich der Fruchthof am dickeren Theile des Primitivstreifens 49—57 μ, am helleren Anhange 38—45 μ dick.

Wie bemerkt, zeigten nicht alle 6 Eier, von denen hier die Rede ist, den Primitivstreifen in der geschilderten Form, vielmehr war derselbe in Allen etwas anders ausgeprägt: Das erste Stadium ist eine kaum merkliche, rundliche Verdichtung, in der Flächenansicht ein weisser Fleck, am hintersten Ende der *Area embryonalis*. Dann treibt dieser Fleck wie einen kleinen Anhang nach vorn, wird deutlich birnförmig oder kolbenartig, immer breiter und länger und gestaltet sich endlich so wie oben beschrieben wurde.

Die wirkliche Natur des auftretenden Primitivstreifens kann auch

beim Kaninchen nur an Quer- und Längsschnitten erkannt werden, deren Untersuchung folgendes ergeben hat.

Schneidet man das hintere, dickere Ende des Primitivstreifens mit den angrenzenden Theilen quer durch, so erhält man das in der Fig. 159 wiedergegebene Bild. Dasselbe beweist, dass in der Gegend des Primitivstreifens das Entoderma ganz unverändert und von derselben Beschaffenheit ist, wie in der Keimblase und den peripherischen Theilen des Embryonalfleckes, wogegen das Ectoderma hier auffallend verdickt ist und in einer Zone von 0,25—0,30 mm Breite aus mehreren Zellenlagen besteht. In der Mitte des Primitivstreifens, die im Querschnitte

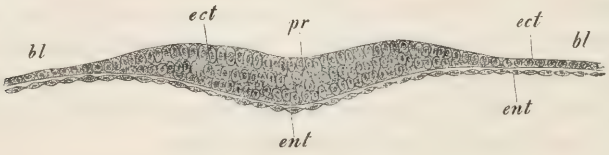


Fig. 159.

an der äusseren Seite flach rinnenförmig vertieft und an der innern convex erscheint, beträgt die Dicke des Ectoderma 50—52 μ und zeigt dasselbe drei Zellenreihen übereinander; gegen die Seiten desselben zu vermindert sich die Zahl der Zellenlagen auf zwei, während die Dicke ebenfalls allmälig abnimmt, bis endlich am Rande nur Eine Lage cylindrischer Zellen übrig bleibt, wie sie sonst im Fruchthofe vorkommen, welche dann unmerklich in die platteren Elemente der Keimblase übergehen. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen auch Schnitte durch die vorderen schmäleren Theile des Primitivstreifens, nur dass das Ectoderma je weiter nach vorn um so dünner wird, bis endlich die gewöhnlichen Lagen des Fruchthofes erscheinen.

Im wesentlichen dasselbe ergeben auch Längsschnitte, nur zeigen diese deutlicher als Querschnitte, dass der dickere knopfförmige Theil des Primitivstreifens einen starken Wulst nach dem Innern der Keimblase zu bildet, der nach hinten rasch, nach vorn zu dagegen ganz allmälig abfällt.

Aus diesen Thatsachen folgt, dass beim Säugethiere, wie beim Hühnchen der Primitivstreifen als eine Verdickung oder Wucherung des Ectoderma auftritt, welche Verdickung, wie das Weitere ergibt,

Fig. 159. Querschnitt durch den dickeren Theil der ersten Anlage des Primitivstreifens eines Kaninchenęies von 7 Tagen. 105mal vergr. *pr* Primitivstreifen; *bl* Keimblase; *ect* Ectoderma; *ent* Entoderma.

nichts anderes ist, als die erste Spur des mittleren Keimblattes. Von einer Betheiligung des Entoderma an dieser Wucherung ergeben meine Präparate keine Spur und glaube ich bestimmt leugnen zu dürfen, dass eine solche vorhanden ist. Der peripherische Theil der Keimblase der eben geschilderten Eier zeigte ein Verhältniss, das ich noch nirgends erwähnt finde, nämlich eigenthümliche Wucherungen des Ectoderma. Dieselben erscheinen in der Gegend des Aequators der Keimblase und bedingen schon bei kleineren Vergrösserungen ein eigenthümlich fleckiges Aussehen derselben. Genauer geprüft ergeben sich diese Flecken als rundliche oder strangförmige, auch wohl netzförmig verbundene leichte Verdickungen des Ectoderma, die aus kleineren und höheren (mehr cylindrischen) Zellen bestehen als die übrigen Theile dieser Haut. Unzweifelhaft sind diese Wucherungen die ersten Andeutungen der später zu beschreibenden verdickten Stelle des Ectoderma in der *Area opaca*.

Wir verfolgen nun den Primitivstreifen in seiner Entwicklung weiter.

Zwischen dem 7. und 8. Tage setzen sich die Eier des Kaninchens im Uterus fest in einer Weise, die später geschildert werden soll und erst von dieser Zeit an erscheint der Primitivstreifen in einer Form, die derjenigen des Hühnchens entspricht. (Fig. 160). Solche Eier zeigen scheinbar noch denselben birnförmigen Embryonalfleck wie früher in einer Länge von 1,73—1,76 mm und mit einer Breite von 1,14—1,25 mm, sieht man jedoch genauer zu, so findet man, dass diese *Area* noch von einem grössern Hofe umsäumt ist, der nichts anderes darstellt, als das, was wir beim Hühnchen *Area vasculosa* nannten, während der bisher sogenannte Embryonalfleck, der Fruchthof der früheren Autoren, nun ganz und gar als Embryonalanlage erscheint. Wie beim Hühnchen hängt die Bildung des Gefässhofes auch beim Kaninchen mit der Entwicklung des Mesoderma zusammen, welches vom Primitivstreifen aus zwischen Ectoderma und Entoderma wuchernd allmälig über den ganzen Embryonalfleck sich ausdehnt und auch auf die Keimblase übergeht. Der Anfang dieser Gestaltung fällt in die Zeit des ersten Auftretens des Primitivstreifens, die weitere Entwicklung jedoch findet erst statt, nachdem die Eier an die Uteruswand sich festgesetzt haben und ist

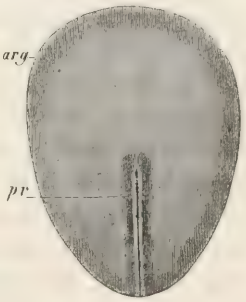


Fig. 160. *Area vasculosa s. opaca.*

Fig. 160. Siehe die Erklärung Fig. 158 S. 234.

nicht leicht zu verfolgen, da, wenigstens an Flächenbildern, der Rand des Mesoderma in der Keimblase oder mit anderen Worten die Grenze der *Area vasculosa* anfangs sehr undeutlich ist. Bei der Embryonalanlage der Fig. 160 war die *Area vasculosa* ganz unsymmetrisch entwickelt, ganz anders als Bischoff sie zeichnet und dasselbe habe ich bei allen jungen Kaninchenembryonen gefunden, wie diess auch Hensen (l. s. c. Taf. IX Figg. 21—28) vor mir nachgewiesen hat. Genauer bezeichnet, war der Gefässhof am vorderen Ende der Embryonalanlage schmal (von 0,20 mm), wurde seitlich von derselben breiter (bis zu 0,57 mm an einer Seite) und war hinten am allerbreitesten (von 1,71 mm), so dass die Embryonalanlage ganz excentrisch in der *Area vasculosa* lag, wie diess die Fig. 161 von einem etwas älteren Eie wiedergiebt.

Was nun den Primitivstreifen anlangt, so war der jüngste gut ausgebildete Streifen, den ich an im Uterus bereits festsitzenden Eiern auffand (Fig. 160) 0,85 mm lang und 0,22 mm breit und in der hinteren Hälfte des Fruchthofes gelegen, nicht in der Mitte, wie Bischoff denselben darstellt, so dass sein vorderes Ende um 0,88 mm vom vorderen Rande der Embryonalanlage abstand. Nach hinten reichte der Streifen bis zum hintersten Ende der Embryonalanlage und trug eine sehr deutliche Rinne, deren vorderes Ende in 0,11 mm Abstand vom vorderen Ende des Streifens aufhörte, in welcher Gegend die Substanz des Streifens am dichtesten oder dunkelsten war. Der Primitivstreifen nahm dem Gesagten zufolge dieselbe Stelle ein, die er bei seinem ersten Auftreten inne gehabt hatte, nur war aus dem kurzen, breiten, keulenförmigen Gebilde nun ein längerer, gleichmässig breiter Streifen geworden, eine Umbildung, die ich zwar nicht an Zwischenstufen verfolgt habe, die aber doch leicht zu begreifen ist, wenn man weiss, dass der Primitivstreifen durch eine Wucherung des Ectoderma entsteht, aus deren Seitentheilen sich das mittlere Keimblatt hervorbildet.

Schon bei diesem jüngsten von mir beobachteten ächten Primitivstreifen schien vor demselben die Substanz der Embryonalanlage rinnenförmig vertieft zu sein und noch deutlicher war diess bei einigen andern gleich alten Eiern, deren Primitivstreifen 1,19 und 1,16 mm maassen, so dass Bilder entstanden, die an die des Hühnchens erinnerten (Fig. 161). Diese Furche, die offenbar nichts anderes ist, als die Rückenfurche. Rückenfurche, tritt anfänglich als ein kurzes Gebilde auf und nimmt nur die vordere Hälfte der Embryonalanlage ein (Fig. 161). Später jedoch gewinnt dieselbe zugleich mit der Embryonalanlage eine grössere Länge, während der Primitivstreifen allmälig relativ und absolut abnimmt und undeutlich wird. Eine solche Embryonalanlage eines 8 Tage und 4 Stunden alten Eies stellt die Fig. 162 dar. Die betreffende An-

lage war birnförmig, 3,1 mm lang und vorn 1,71 mm breit. Fast die ganzen zwei vorderen Drittheile derselben waren von der Rückenfurche eingenommen, welche in der Mitte schmäler war, vorn und hinten dagegen bis zu 0,22 mm Breite besass und von deutlich vortretenden Wülsten eingesäumt war, die hinten unter einem Spitzbogen ineinander übergingen, vorn dagegen nahe dem vorderen Rande der Embryonalanlage unmerklich ausliefen und keine Vereinigung zeigten. Am hin-

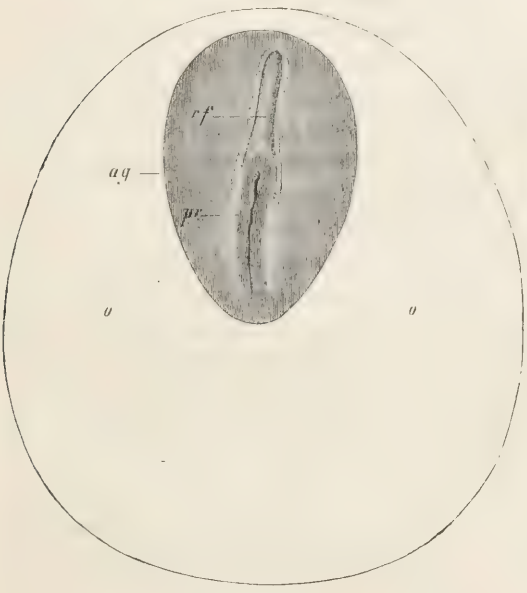


Fig. 161.

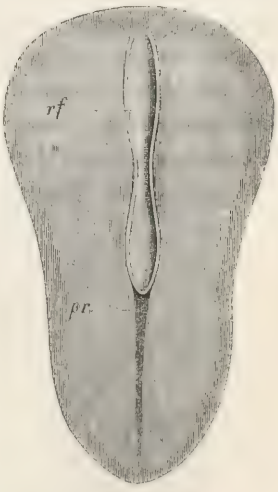


Fig. 162.

teren Ende der Rückenfurche zog ein schmaler, aber 1,28 mm langer Rest des Primitivstreifens bis zum hinteren Ende der Embryonalanlage, an welchem Gebilde wenigstens von der Fläche keine Spur einer Primitivrinne zu entdecken war.

Etwas weiter war ein anderes Ei desselben Kaninchens, obschon die Embryonalanlage desselben nur 2,7 mm in der Länge maass. Bei

Fig. 161. *Area vasculosa* und Embryonalfleck (Embryonalanlage) eines Kanincheneies von 7 Tagen, 28mal vergr. *o* Gefässhof (*Area opaca*); *ag* Embryonalfleck oder Embryonalanlage; *pr* Primitivstreifen; *rf* Rückenfurche.

Fig. 162. Embryonalfleck oder Embryonalanlage eines Kanincheneies von 8 Tagen und 4 Stunden. 20mal vergr. *rf* Rückenfurche; *pr* Primitivstreifen.

diesem Ei (Fig. 163) ergab sich in erster Linie deutlich, dass die ganze Embryonalanlage zum Embryo wird, denn hier konnte man bereits die breite Stammzone (*stz*) mit zwei Urwirbeln von der Parietalzone *pz* unterscheiden, die den Randtheil der bisher sogenannten Embryonalanlage oder des früheren Embryonalfleckes bildete. Im Flächenbilde sah man fürs erste die Rückenfurche (*rf*) deutlich, welche in der Urwirbelgegend und hinter derselben am breitesten war (von 0,17—0,19 mm), vorn dagegen um das Doppelte sich verschmälerte. Zweitens die Stammzone anlangend, so war dieselbe in der ganzen vordern Hälfte der Embryonalanlage bis zu den Urwirbeln deutlich zu erkennen, am hinteren Ende der Rückenfurche dagegen nicht mehr wahrnehmbar. Somit war natürlich auch die Parietalzone nur vorn deutlich und zeigte hier zu beiden Seiten der Kopfgegend eine dunklere Stelle am Rande, welche nichts anderes als die erste schwache Andeutung der beiden Herzanlagen ist, wie wir später sehen werden. Die zwei Urwirbel waren schmal (kurz) und lang (breit), der vordere 1,44 mm vom vorderen Ende des Embryo, der hintere 0,37 mm vom hinteren Ende der Rückenfurche entfernt und dieselben somit genau in der Mitte des Ganzen gelegen. Zum richtigen Verständnisse bemerke ich weiter noch, dass Querschnitte, die später näher besprochen werden sollen, ergaben, dass eine deutliche Medullarplatte vorhanden war, und dieselbe Breite besass, wie die Stammzone. Ferner ist zu erwähnen, dass die ganze Embryonalanlage oder der Embryo an der Bauchseite platt war und keinerlei Umschlagsrand am Kopfende besass, so wie dass von einem Primitivstreifen sozusagen nichts zu erkennen war, wenn man nicht eine kleine dunklere Stelle hinter der Rückenfurche auf denselben beziehen will.

Stammzone. Parietalzone, Urwirbel.

Herzanlagen.

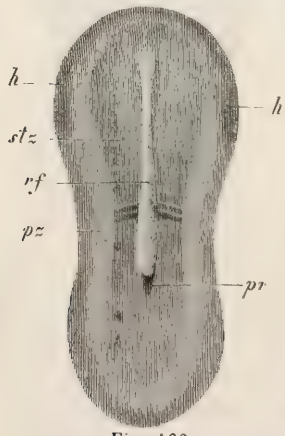


Fig. 163.

Ein nächstfolgendes Stadium stellt die Fig. 164 dar. Der Embryo von 9 Tagen zeigte bei einer Gesammtlänge von 3,24 mm ringsherum eine gut begrenzte Stammzone und Parietalzone mit 3 Urwirbeln in der ersteren. Der Kopftheil der Stammzone zeigt vorn vom Rücken her be-

Fig. 163. Embryonalanlage eines anderen Eies desselben Kaninchens, von dem die Fig. 162 stammt. Vergr. 20mal. *rf* Rückenfurche; *pr* Rest des Primitivstreifens; *st* Stammzone mit 2 Urwirbeln; *pz* Parietalzone; *h* erste Andeutung der Herzanlagen.

trachtet die Medullarplatte mit der Rückenfurche in der Mitte und lässt an letzterer bereits eine kleine Erweiterung erkennen, die in der Gegend des späteren Mittelhirnes liegt. Die Rückenfurche zieht sich auch zwischen den Urwirbeln nach hinten und endet abgerundet 0,62 mm hinter dem 3. Urwirbel. Von da an zieht sich ein dunklerer Streifen bis zum hinteren Ende des Embryo, der nichts anderes ist, als ein Ueberrest des Primitivstreifens.

Als *novum* zeigt dieser Embryo einen hellen Fruchthof, *Area pellucida*, in Form eines am Kopfe schmalen, nach hinten sich verbreiternden hellen Saumes, welchen hellen Saum ich bei allen Embryonen dieses und der nächstfolgenden Stadien wahrgenommen habe. Man kann die Frage aufwerfen, ob dieser helle Saum auf Kosten des früheren Embryonalfleckes, der späteren Embryonalanlage, entsteht oder au sden an den Embryo angrenzenden Theilen der *Area vasculosa* sich hervorbildet und ist es nicht leicht in dieser Beziehung eine bestimmte Antwort zu geben. Ich möchte jedoch für einmal glauben, dass die letztere Auffassung die richtigere ist und scheint mir das Bild einer *Area pellucida* daher zu rühren, dass, wie wir später sehen werden, das Ectoderma in einer gewissen Entfernung vom Embryo in diesen Zeiten eine besondere Verdickung erleidet. Umgekehrt wird die *Area pellucida* des Hühnchens dadurch bedingt, dass das Entoderma rings um den Embryo herum auf einmal zum Keimwulste sich verdickt.

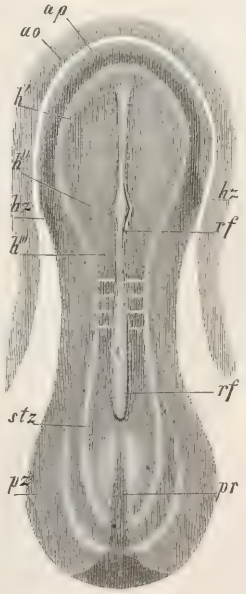


Fig. 164.

In manchen Beziehungen ausgebildeter als der eben geschilderte Embryo war ein solcher von 8 Tagen und 9 Stunden mit 5 Urwirbeln

Fig. 164. Ein Kaninchenembryo mit einem Theile der *Area pellucida* von 9 Tagen. Vergr. 22mal. *Ap Area pellucida*; *ao Area opaca*; *h'* Medullarplatte in der Gegend der späteren 1. Hirnblase; *h''* dieselbe in der Gegend des späteren Mittelhirns, woselbst die Rückenfurche *rf* eine Erweiterung zeigt; *h'''* Medullarplatte in der Gegend der späteren 3. Hirnblase; *hz* Anlage des Herzens; *st* Stammzone; *pz* Parietalzone; *pr* Rest des Primitivstreifens.

(Fig. 165), der alle Theile sehr schön ausgeprägt zeigte. Der Embryo von 3,13 mm Länge war excentrisch in einem hinten sehr breiten hellen Fruchthofe *ap* und beide zusammen wiederum excentrisch in dem Gefässhofe *ao* gelegen, so dass beide Höfe vorn nur 0,40 mm, hinten und seitlich dagegen bis zu 2,39 mm breit waren. Die *Area vasculosa* insonderheit maass vorn nur 0,28 mm, seitlich, wegen der hier schmalen *Area pellucida*, 1,99 mm und hinten 1,56 mm. Der Embryo selbst war ausgesprochen leierförmig, am Kopftheile 0,93, in der Mitte 0,76 und hinten 1,04 mm breit und zeigte Stammzone und Parietalzone mit ausnehmender Deutlichkeit.

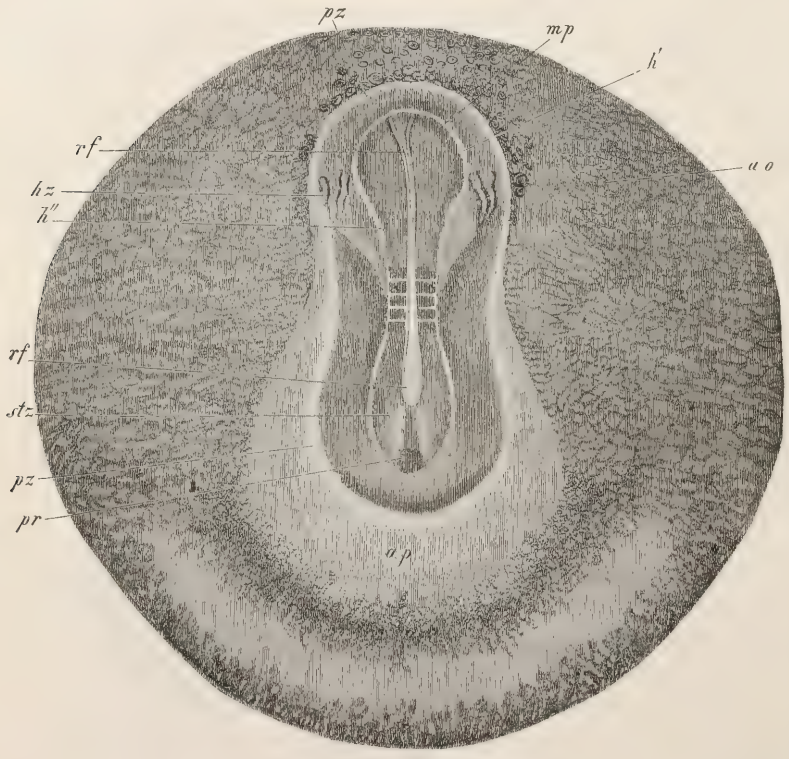


Fig. 165.

Die Stammzone (*stz*) besass dieselben Umrisse wie die Embryonalanlage und war ringsherum scharf begrenzt, vor allem vorn, vor den

Fig. 165. *Area opaca* (*vasculosa*) und Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen und 9 Stunden. Länge des Embryo 3,13 mm. Vergr. nahezu 18mal. *ao* *Area vasculosa s. opaca*; *ap* *Area pellucida*; *mp* Medullarplatte am Kopfe; h' Gegend des späteren Vorderhirns; *h''* Gegend des späteren Mittelhirns und Hinterhirns; *rf* Rückenfurche; *hz* Herzanlage; *st* Stammzone; *pz* Parietalzone; *pr* Primitivstreifen.

Urwirbeln, woselbst ihre Begrenzung mit dem Rande der Medullarplatte *mp* zusammenfiel und eigentlich von den wenig vortretenden Rückenwülsten dargestellt wurde. Der Kopftheil der Stammzone maass 1,0 mm in der Länge und zerfiel in einen vorderen breiteren Abschnitt von 0,74 mm Breite und 0,51 mm Länge *h'*, die Anlage des Vorderhirns, und in einen hinteren schmäleren Theil von 0,45 mm Länge und 0,40 mm geringster Breite *h''*, die Anlage von Mittelhirn und Hinterhirn. Mitten über den Kopftheil zog sich eine Furche, die Rückenfurche, deren tiefster Theil allein in einer Breite von 28—40 μ am Flächenbilde sichtbar war und in 0,12 mm Entfernung vom vorderen Ende der Stammzone aufhörte. Querschnitte lehrten dagegen, dass die Rückenfurche und ebenso die Medullarplatte die ganze Länge und Breite der Stammzone am Kopfe einnahmen. Im Vergleiche mit dem Hühnchen fällt besonders die scharfe vordere Begrenzung der Medullarplatte auf und lässt sich überhaupt sagen, dass bei Säugethieren schon in diesem frühen Stadium die Anlage des Gehirns viel bestimmter gezeichnet auftritt.

Die Urwirbelgegend hatte bei diesem Embryo eine Länge von 0,57 mm und eine Breite von 0,39 mm und zeigte drei mittlere gut ausgeprägte Urwirbel von etwa 0,1 mm Länge, neben denen vorn und hinten noch je Einer in der Anlage und ohne scharfe Abgrenzung nach der freien Seite sich befanden. Die Rückenfurche war hier breiter als weiter vorn (bis zu 0,085 mm), dafür reichte aber die Medullarplatte nicht bis zum Rande der Stammzone.

Die Schwanzgegend der Stammzone besass eine Länge von 1,1 mm und zeigte in ihren vorderen drei Fünftheilen eine gut entwickelte Rückenfurche von 0,14 mm Breite *in maximo*, die hinten leicht zugespitzt auslief. Von dieser Gegend an zog sich bis zum hintern Ende der Stammzone ein dichterer Streifen, der als letzter Rest des Primitivstreifens anzusehen ist.

Von der Parietalzone ist nur das zu erwähnen, dass dieselbe vorn am Kopftheile nahe am Rande jederseits ein röhrenförmiges Gebilde zeigt (*hz*), welches, wie die weiteren Entwicklungsstadien lehren, die nun deutliche erste Anlage je einer Herzhälfte ist.

Vom Gefässhofe (*ao*) ist nur so viel zu bemerken, dass derselbe bereits undeutliche Gefässanlagen, in Gestalt solider und hohler Zellenstränge enthält und wird später auf die erste Bildung der Gefässe zurückgekommen werden.

Anmerkung. Meine Erfahrungen über die erste Entwicklung des Kaninchenembryo stimmen in sehr Vielem mit denen von Hensen überein,

so vor Allem darin, dass auch nach meinen Beobachtungen der ganze Embryonalfleck oder Fruchthof Keimscheibe bei Hensen zum Embryo wird. Von untergeordneter Bedeutung erscheint mir, dass Hensen eine *Area pellucida* nicht finden konnte, während ich eine solche in gewissen Stadien sah, da an dieser Verschiedenheit möglicherweise die verschiedene Behandlung der Eier Schuld ist. Im übrigen kann ich nicht umhin, zu finden, dass Hensen in seinen Figg. 26, 27, 28, 29, 30, 31 eine ganz deutliche *Area pellucida* zeichnet, ohne dieselbe als eine solche anzuerkennen. Auch mit Bezug auf das erste Auftreten des Primitivstreifens und der Rückenfurche stehen wir nicht weit auseinander. Denn wenn ich auch nichts den Figg. 23 *A* und *B* von Hensen ähnliches gesehen habe, so stimmen doch die Figuren 24, 25, 26, 27 mit den meinigen überein.

Den Bau des Primitivstreifens finde ich an Schnitten wie Hensen, nur kann ich nicht mit ihm übereinstimmen, wenn er die tieferen Zellen desselben ramificirt nennt und eine Verbindung des Streifens mit dem Entoderma annimmt. Da wir beide die Entwicklung der tieferen Lage des Primitivstreifens aus dem Ectoderma und ihre Entwicklung zum Mesoderma sahen, so erwächst hieraus eine gute Bestätigung des von mir beim Hühnchen Gefundenen.

§ 21.

Flächenbilder älterer Embryonen, Verwachsung der beiden Herzanlagen, Verschluss der Leibeshöhle, frühe Zustände von Amnion und Allantois.

An die im vorigen § beschriebenen Embryonen reihe ich nun zunächst die Figg. 166, 167 und 168, die nach dem schon Bemerkten leicht verständlich sein werden.

Die Fig. 166 zeigt einen Embryo mit 6 Urwirbeln von 4,2 mm Länge im frischen Zustande. An diesem Embryo hatte sich am Kopfe ein Umschlagsrand (*v*) gebildet und traten die Herzanlagen viel deutlicher vor als in der Fig. 165 in einer Gegend, in welcher der Kopf seine grösste Breite zeigte. Die eigentliche Gestalt und Lagerung der Herzanlagen, deren laterale Ränder um 1,16 mm von einander abstanden, liess sich übrigens an diesem Embryo noch nicht erkennen und war nur so viel deutlich, dass in der Gegend derselben eine Lücke in den Keimblättern vorhanden war, die ein röhriges Gebilde umschloss. Alle Beachtung verdient ferner die Form der Medullarplatte am Kopfe, welche, obschon noch ganz flach ausgebreitet und nur mit einer schmalen Furche in der Mitte versehen, doch sehr deutlich und in ganz anderer Weise als früher, zwei Abschnitte erkennen liess, von denen der hintere *h'''* dem Hinterhirn, der vordere dem Vorderhirn *h'* und dem Mittelhirn *h''* entspricht. Der tiefere Theil der Rückenfurche *rf*, der über beide Abschnitte nach vorn verlief und in der Gegend des Umschlagsrandes

des Kopfes nicht weiter zu erkennen war, erschien fast überall gleich breit, liess jedoch bei genauerer Besichtigung drei leichte Verbreiterungen erkennen, auf welche wohl Gewicht gelegt werden darf, eine erste im Bereiche des Hinterhirns, und zwei andere in demjenigen des Vorderhirns, von denen die hintere an der hintersten Grenze dieses Abschnittes gelegen war und wie die späteren Zustände ergeben, die erste Andeutung des Mittelhirnes ist.

Die Urwirbel waren bei diesem Embryo scharf begrenzt, zum Theil mit Andeutungen einer inneren Höhlung. Auch reichten dieselben lateralwärts entschieden weiter als die Rückenwülste, die so ziemlich über ihre Mitte herabliefen und eine schmälere Rückenfurche begrenzten, deren tiefster Theil als ein zwischen den Urwirbeln gelegener, ziemlich gleichbreiter Kanal erschien, der jedoch immer zwischen zwei Urwirbeln eine leichte Ausbiegung besass. Hinter dem 7. nur unbestimmt angedeuteten Urwirbel wurde der tiefe Theil der Rückenfurche breiter und seichter, während die Rückenwülste sich abflachten und lief erstere zuletzt am hinteren Ende der Stammzone flach aus ohne einen deutlichen Primitivstreifen als Fortsetzung zu zeigen.

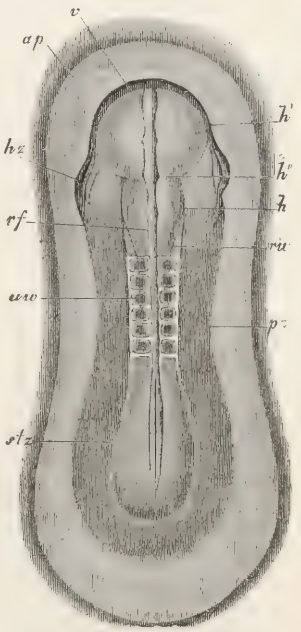


Fig. 166.

Die Figuren 167 und 168 zeigen einen weiter vorgerückten Embryo aus demselben Uterus, wie die Fig. 166, mit 8 deutlichen Urwirbeln, dessen Länge nach Erhärtung in verdünnter Ueberosmiumsäure 3,56 mm betrug. Da derselbe mit dem Embryo der Fig. 166 in Vielem übereinstimmt, hebe ich nur die abweichenden Verhältnisse hervor. Vor allem sind die Herzanlagen erwähnenswerth. Die beiden Herzhälften bilden seitlich am Kopfe wie zwei henkelartige, ganz fremdartige Ansätze.

Fig. 166. Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen und 14 Stunden. Länge des Embryo frisch 4,2 mm, nach Erhärtung in Osmium 3,05 mm. Vergr. 22,7 mal. *Ap Area pellucida*; *v* vorderer Umschlagsrand am Kopfe, der eine kleine Vorderdarmhöhle begrenzt; *h'* Vorderhirn; *h''* Gegend des späteren Mittelhirns; *h'''* Anlage des Hinterhirns; *hz* Anlage des Herzens; *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *uw* Urwirbel; *pz* Parietalzone; *stz* Stammzone.

deren laterale Begrenzungen um 1,31 mm von einander abstehen. An jeder Anlage unterscheidet man jetzt deutlich den eigentlichen Herzschlauch (*h*) und eine Spaltlücke oder Höhle, die das Herz umschliesst (*ph*), die Halshöhle oder Parietalhöhle (His). Am Herzschlauche erkennt man hinten die aus dem hellen Fruchthofe kommende *Vena omphalo-mesenterica* (*vo*), dann einen spindelförmigen mittleren Theil (*h*), die Kammer, und einen vorderen medianwärts gebogenen Abschnitt *a*, das Aortenende mit

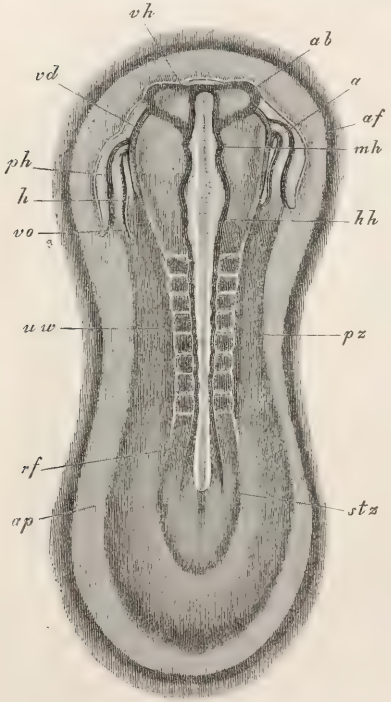


Fig. 167.

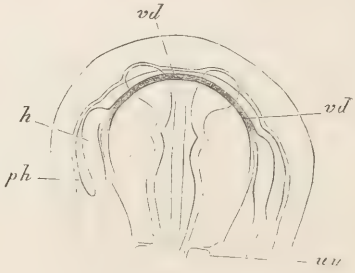


Fig. 168.

dem Anfange der Aorta. Die Begrenzung der Parietalhöhle, die das Herz umschliesst, ist besonders lateralwärts sehr deutlich, aber auch an der anderen Seite nicht zu verkennen. Nach hinten geht die seitliche Begrenzung dieser Höhle in eine Falte *af* über, welche den Kopf bogenförmig umgibt und als erste Andeutung der Kopfscheide und Kopfkappe betrachtet werden kann.

In zweiter Linie verdient bei diesem Embryo die Medullarplatte und die Rückenfurche alle Beachtung. Die Furche ist noch in ihrer ganzen Länge offen, nichtsdestoweniger zeigt dieselbe vorn am Kopfe ganz deut-

Fig. 167. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 21mal. *ap Area pellucida; af* vordere Aussenfalte; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *uw* Urwirbel; *hh* Hinterhirn; *mh* Mittelhirn; *vh* Vorderhirn; *ab* Anlage der Augenblasen; h Herzkammer; *vo Vena omphalo-mesenterica; a* Aortenende des Herzens; *ph* Parietalhöhle oder Halshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte.

Fig. 168. Kopf desselben Embryo von der Bauchseite in Umrissen. Buchstaben und Vergrösserung wie vorhin.

lich drei Abtheilungen. Von diesen ist die hinterste *hh*, dem späteren Hinterhirne entsprechende, die längste, kürzer die Anlagen des Mittelhirns *mh* und Vorderhirns *vh*, von welchen das letztere schon jetzt die Augenblasen *ab* als zwei seitliche nach oben offene Ausbuchtungen erkennen lässt. Der vorderste Theil der Gehirnanlage ist übrigens etwas nach der Bauchseite gekrümmt und hat auch der vordere Umschlagsrand der Parietalzone wenn auch nicht an Länge so doch an Höhe gewonnen, wie die Fig. 168 diess erkennen lässt.

Weiter schildere ich einen äusserst zierlichen Embryo von 9 Tagen, von dem auch Querschnitte untersucht wurden, über welche später berichtet werden soll. Dieser Embryo war trotz seiner geringen Länge von 2,6 mm nach Erhärtung in Osmium doch besser entwickelt als die schon beschriebenen längeren Embryonen der Figg. 166 und 167. In

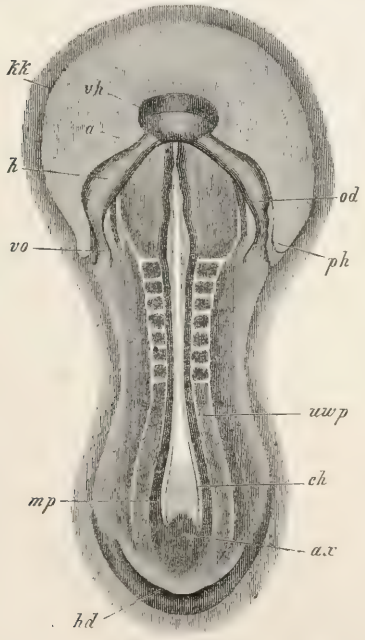


Fig. 169.

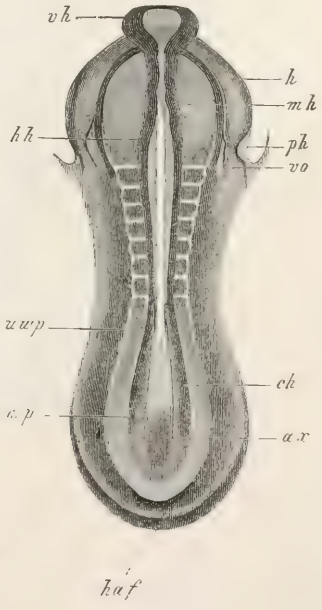


Fig. 170.

Fig. 169. Kaninchenembryo von 9 Tagen von der Bauchseite, circa 24mal vergrössert.

Fig. 170. Derselbe Embryo von der Rückseite. *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *h* Herz; *vo Vena omphalo-mesenterica*; *a* Aortenende des Herzens; *uwp* Urwirbelplatte; *mp* Medullarplatte mit breiter Rückenfurche; *ch Chorda dorsalis*; *ax* Axenwulst oder Primitivstreifen; *vd* vordere Darmpforte; *hd* hintere Darmpforte; *kk* Kopfkappe; *haf* hintere Amnionfalte; *ph* die das Herz umschliessende Parietalhöhle.

Fig. 169 ist derselbe von der Bauchseite dargestellt und erscheint als bemerkenswertheste Thatsache die stärkere Ausbildung der vorderen Leibeswand und des Vorderdarmes, ferner das bedeutende Vortreten des Kopfendes in der Vorderhirngegend, so wie die veränderte Stellung der beiden Herzhälften. Zwar sind, verglichen mit der Fig 167, die venösen Enden der beiden Herzhälften noch so ziemlich in derselben Lagerung wie früher, was dagegen die vorderen Ausläufer anlangt, so erscheinen dieselben nun stark gegen einander geneigt und sind die *Bulbi arteriosi* allem Anscheine nach, wenn nicht mit einander verschmolzen, doch wenigstens einander sehr genähert.

Das centrale Nervensystem dieses Embryo ist überall noch im Stadium einer offenen Furche vorhanden, allein die Ränder dieser Furche sind in der Gegend des Mittelhirnes *mh* einander schon so nahe gerückt, dass offenbar der Verschluss derselben bevorsteht. Ferner ist auch das Vorderhirn selbst *vh* mit seinen wulstigen Rändern stärker aufwärts gekrümmt als früher, wogegen dasselbe keine so deutlichen Augenblasenanlagen erkennen lässt, wie sie bei dem Embryo Fig. 167 sich fanden, obschon die seitlichen Auftreibungen offenbar als solche zu deuten sind. Vom Rückenmarke verdient Erwähnung die Breite der Rückenfurche, die weit hinter die Urwirbel sich erstreckt und zuletzt ganz flach ausläuft.

An diesem Embryo war nicht nur vorn, sondern auch hinten ein Umschlagsrand (*hd*) vorhanden, letzterer freilich in der allerersten Anlage und so, dass man noch kaum von einem Hinterdarme reden konnte. Ausserdem fanden sich vorn und hinten Amnionfalten in schwacher Andeutung, von welchen nur die letzteren bei *haf* dargestellt sind, während am Kopfe die Grenzen der Kopfkappe angegeben sind, die um diese Zeit einen bedeutenden Umfang besitzt.

Von Urwirbeln zählte dieser Embryo 8 gut ausgebildete, an die sich dann noch deutlich ausgeprägte Urwirbelplatten *uwp* anschlossen. Der zwischen diesen gelegene Theil ist die Medullarplatte *mp* mit einer flachen Furche, in deren Tiefe die flache Chorda *ch* zum Vorschein kommt, an deren hinteres Ende ein indifferenzirtes Gewebe sich anschliesst, das man als Rest des früheren Primitivstreifens betrachten und mit dem Axen- oder Endwulste des Vogelembryo vergleichen kann (S. S. 157 Figg. 89, 90).

Von besonderem Interesse erscheint beim Säugethierembryo die Bildung des Herzens, da dieselbe in so manchem von derjenigen der Vögel abweicht und gebe ich daher in den Figg. 171 und 172 noch zwei weitere Abbildungen, die die allmählige Verschmelzung der Herzhälften illustriren.

Die Figur 171 stellt einen Embryo von 9 Tagen und 3 Stunden dar, der in Osmium erhärtet etwa 3 mm maass. Derselbe zeigt die beiden Herzhälften *h* einander so genähert, dass sie nicht mehr weit von der Mittellinie der vorderen Brustwand ihre Lage haben, welche nun auch eine viel grössere Länge besitzt, so dass die vordere Darmpforte *vd* nicht mehr weit von der Gegend des ersten Urwirbels absteht. Ausserdem verdient Erwähnung, dass jede Herzhälfte stark gekrümmt und mit einer convexen Seite der andern zugewendet ist, so wie — und diess ist wohl noch wichtiger — dass dieselben schon die 3 Abschnitte des späteren verschmolzenen Herzens erkennen lassen, den *Bulbus aortae ba*, die Kammer *h* und das Venenende *vo*. — Ausser dem Herzen sind auch die dasselbe umschliessenden Parietalhöhlen sehr deutlich, welche, wie Querschnitte lehren, um diese Zeit noch ganz getrennt sind.

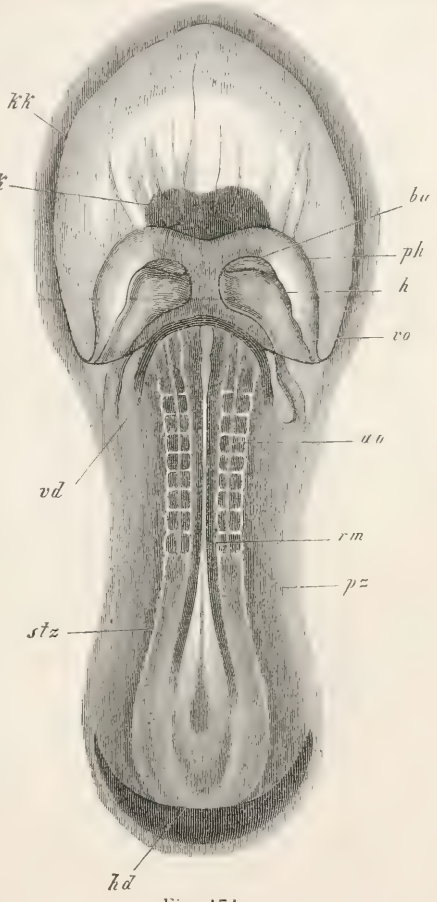


Fig. 171.

Auffallend ist an diesem Embryo sonst noch der grössere und stärker vortretende Vorderkopf *vk*, die grosse Kopfkappe *kk* und der bedeutendere ventrale Umschlag am hinteren Leibesende, der nun eine ganz deutliche hintere Darmpforte *hd* begrenzt. Im übrigen glich dieser Embryo sehr demjenigen der Fig. 169, nur war, was nur von der Rückseite sich erkennen liess, erstens die Kopfscheide und Schwanz-

Fig. 171. Embryo des Kaninchens von 9 Tagen und 3 Stunden von der Bauchseite. Vergr. 29mal. *kk* Kopfkappe; *vk* Vorderkopf; *h* Herzkammer; *ba Bulbus aortae*; *vo* Venensinus mit der *Vena omphalo-mesenterica*; *ph* Wand der Parietalhöhle, die die Herzanlage umschliesst; *vd* vordere Darmpforte; *hd* hintere Darmpforte; *mr* Medullarrohr; *ao* mediale Begrenzung der *Aortae descendentes*; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone.

scheide des Amnion entwickelter und zweitens das Medullarrohr bis in die Gegend der letzten Urwirbel geschlossen.

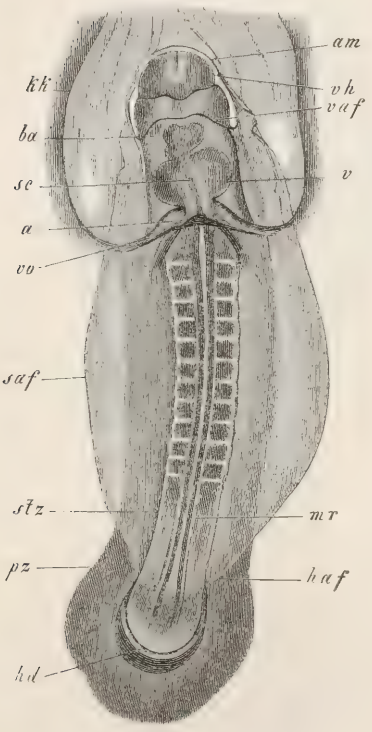


Fig. 172.

Die Fig. 172 zeigt einen 9 Tage und 2 Stunden alten Embryo, bei dem nun die beiden Herzhälften vereinigt sind, und als letzte Spur der früheren Trennung ein *Septum* (*sc*) im Innern aller drei Herzabschnitte erscheint. Ein Herz aus diesem Stadium ist sehr verschieden von dem primitiven Herzen eines Hühnerembryo, was einfach darin begründet ist, dass, wie oben bemerkt, schon vor der Verschmelzung der beiden Herzhälften die drei Herzabschnitte angelegt sind. Doch nimmt das Herz bald eine Sförmige Gestalt an, wie sie beim Hühnchen vorkommt und wie sie auch vom Säugethierembryo schon längst durch Bischoff und andere bekannt geworden ist.

Die übrigen Verhältnisse dieses Embryo sind folgende. Derselbe war schon erheblich der Länge nach gekrümmt und zeigte ausserdem auch die vordere Kopfkrümmung ganz gut ausgeprägt, so dass von der Bauchseite her das Vorderhirn in seinen beiden Hälften sichtbar war. Die hinter dem Vorderhirne vor der Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte (*vaf*) gelegene leichte Vertiefung mit den zwei seitlichen Wülsten sind die ersten Anlagen der ersten Kiemenbogen und der Mundöffnung. Am Kopfe und Schwanzende fanden sich gut ausgebildete Umhüllungen vom Amnion (*am*, *haf*) und ausserdem waren auch die Seitenfalten

Fig. 172. Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden von der Bauchseite, 19mal vergr. *kk* Kopfkappe; *am* Amnion; *vaf* vordere, *saf* seitliche, *haf* hintere Amnionscheide; *vh* Vorderhirn; *v* Herzkammer; *ba Bulbus aortae; a* Vorhof; *vo Vena omphalo-mesenterica; sc Septum cordis; mr* Medullarrohr; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *hd* hintere Darmpforte.

dieser Haut selbst von der Bauchseite her deutlich zu sehen (*saf*). Immerhin war noch ein grosses Stück des Rückens unbedeckt. Gut entwickelt war an diesem Embryo der Vorderdarm, dessen Eingang (*vd*) nun am 1. Urwirbel stand und ebenso erschien auch der Hinterdarm länger angelegt als früher. Eine Verdickung (Verbreiterung) am hinteren Leibesende ist die erste Spur der Allantois.

Erheblich weiter entwickelt als der eben beschriebene Embryo, obschon auch nicht älter als 9 Tage und 3 Stunden, war derjenige, den die Fig 173 wiedergiebt. An diesem Embryo ist vor allem der *situs inversus cordis* auffallend, der wohl nie in so früher Zeit zur Beobachtung gekommen ist. Abgesehen hiervon ist das Herz nun einfach, ohne Spur seiner Bildung aus zwei Hälften und in bekannter Weise gekrümmt. Stark der Länge nach gebogen ist auch der ganze Embryo und ausserdem ist die vordere Kopfkrümmung mit dem Scheitelhöcker *sh* vollkommen entwickelt. Ferner verdient Beachtung die grosse Entwicklung von Vorder- und Hinterdarm, sowie dass auch in der Mitte die seitlichen Theile des Leibes und der Darmwand stark verticalwärts gekrümmt sind und desswegen auch der Mitteldarm die Form einer Halbrinne besitzt. Am hinteren Leibesende erscheint die Allantois als ein starker Wulst, der mit zwei schwachen Höckern (*al*) nach vorn vortritt. In der Ansicht von der Rückseite ergab sich das Medul-

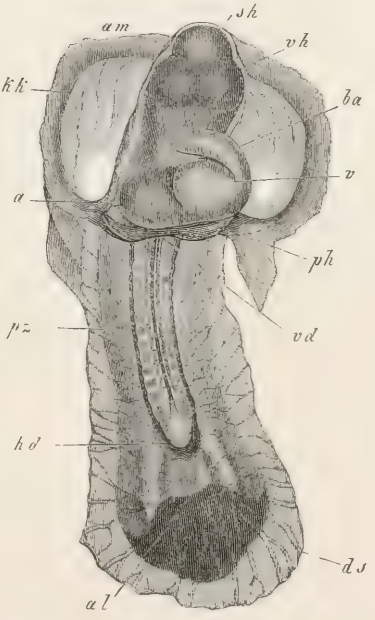


Fig. 173

Fig. 173. Embryo des Kaninchens von 9 Tagen und 3 Stunden, 25mal vergr. *am* Amnion; *kk* Kopfscheide; *sh* Scheitelhöcker (Mittelhirn); *vh* Vorderhirn; *ba Bulbus aortae*; *v* Kammer; *a* Vorhof; *ph* Parietalhöhle; *pz* Parietalzone, hier seitliche Leibeswand; *hd* hintere Darmpforte, davor die Darmrinne des Mitteldarmes; *al* Allantoishöcker; *ds* tiefere Theile des Blastoderma (Entoderma und Darmfaserplatte), die von unten her den Embryo bedecken.

larrohr mit Ausnahme des hintersten Endes ganz geschlossen und ebenso das Amnion fast zu.

Anm. Es ist ein grosses Verdienst von Hensen, die erste Entwicklung des Herzens der Säugethiere zuerst genauer beschrieben zu haben und war ich in der Lage, die Erfahrungen dieses Forschers in allen wesentlichen Puncten zu bestätigen und weiter auszuführen. Nur in Einer Beziehung möchte ich für einmal mich nicht entschieden an Hensen anschliessen, wenn er annimmt, dass die beiden Herzanlagen anfänglich Einen vor und seitlich vom Kopfe gelegenen hufeisenförmigen Bogen bilden (l. c. Figg. 28, 29, 30, 31). Ich kenne diese hufeisenförmige Bildung auch und habe sie oben in Fig. 164 dargestellt, dagegen gibt es keine Thatsachen, welche beweisen könnten, dass dieselbe *in toto* als Herzanlage zu deuten ist. Von einer Herzanlage kann meiner Meinung nach erst dann die Rede sein, wenn eine Parietalhöhle und ein darin befindliches Endothelialrohr vorhanden ist und diese Theile treten meinen Erfahrungen zufolge in der Zweizahl, als zwei seitliche Anlagen auf. Ich glaube demnach die Anlagen des Herzens, der Aorten und der *Venae omphalo-mesentericae*, mit einem Worte des ganzen ursprünglichen Gefässsystems im Embryo als von Hause aus doppelt ansehen zu müssen, welche erst in zweiter Linie theilweise zu einem einheitlichen Apparate verschmelzen.

Bischoff hat in seiner ausgezeichneten Monographie des Kaninchens die ersten Stadien des Herzens übersehen und die früheste Form der verschmolzenen Herzanlagen (Fig. 58) auch nicht ganz richtig dargestellt, was einzig und allein davon herrühren kann, dass dieser Forscher nicht der geeigneten Methode zur Untersuchung der Embryonen sich bediente, indem in einem solchen Falle nichts leichter ist, als die beiden Herzanlagen in verschiedenen Stadien zu finden.

§ 22.

Letzte Ausbildung der äusseren Leibesform des Kaninchens. Einhüllen.

Nachdem der Kaninchenembryo die am Schlusse des vorigen § beschriebene Gestalt angenommen hat, wird er in ähnlicher Weise wie derjenige des Hühnchens in seine typische Form übergeführt. Zunächst entwickelt sich der Kopf mächtig und immer mächtiger, was vor allem durch die Grösse und rasche Entwicklung des Gehirns bedingt wird, und zugleich bildet sich die schon in § 21 erwähnte Krümmung desselben immer mehr aus, die bei genauer Betrachtung als eine doppelte erscheint. Gehen wir von dem Stadium der Fig. 173 aus, so erscheint ein Embryo aus dieser Zeit in der Seitenansicht so wie diess Bischoff treffend vom Hunde dargestellt hat (Fig. 174) und erkennt man deutlich die vordere und hintere Kopfkrümmung, mit dem Scheitel-

Vordere und hintere Kopfkrümmung. Scheitelhöcker.

und Nackenhöcker, während das hintere Leibesende noch ganz gerade ist. Eine weitere Stufe stellt die Fig. 175 von einem Kaninchenembryo dar, indem hier auch die Schwanzkrümmung sehr gut ausgeprägt erscheint, wogegen die hintere Kopfkrümmung oder die Nackenkrümmung lange nicht so ausgebildet ist, wie beim Hunde. Nackenhöcker. Schwanzkrümmung.

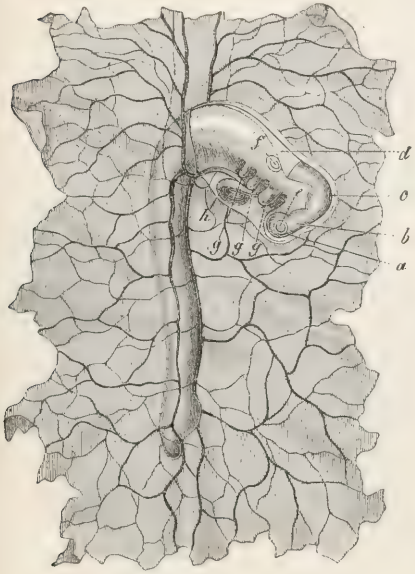


Fig. 174.

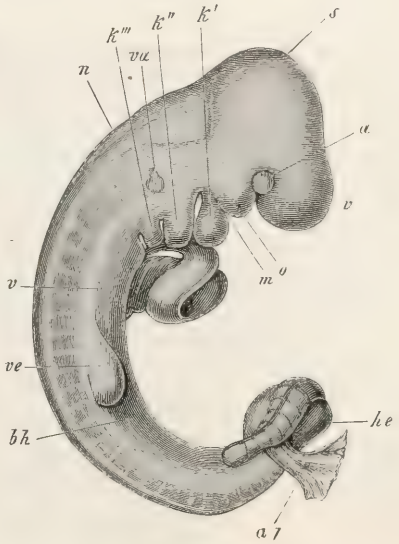


Fig. 175.

Fig. 174. Embryo eines Hundes mit vollkommen gebildetem, aber dicht anliegendem Amnion, noch ohne Allantois mit den angrenzenden Theilen des Dottersackes in der Seitenansicht, etwa 10mal vergr. Nach Bischoff. Der Embryo ist mit seinem Kopfe wie in den Dottersack eingestülpt, d. h. in einer Einsenkung desselben gelegen. *a* Vorderhirn; *b* Zwischenhirn; *c* Mittelhirn; *d* dritte primitive Hirnblase; *e* Auge; *f* Gehörbläschen, *ggg* Kiemenbogen; *h* Herz. Am Bauche sieht man die Ränder des rinnenförmig ausgehöhlten Leibes.

Fig. 175. Kaninchenembryo von 10 Tagen nach Entfernung des Amnion, der Allantois *al* und der Keimblase, und mit blosgelegtem Herzen, 12mal vergr. *v* Vorderkopf; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k' k'' k'''* erster, zweiter, dritter Kiemenbogen; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens. Von Kiemenspalten sind 3 sichtbar. Die vierte ebenfalls vorhandene war mit der Loupe nicht zu erkennen; *v* Herzkammer, davor der *Bulbus aortae*, dahinter der Vorhof; *ve* vordere Extremität; *he* hintere Extremität; *m* Mundgegend; *va* Gehörorgan; *vp* Visceralplatte; *bh* primitive Bauchhaut; *n* Nackenhöcker, Gegend des 4. Ventrikels.

Mit diesen Biegungen ist das Maximum dessen, was hier erreicht wird, noch nicht erschöpft und lege ich zum richtigen Verständnisse der hier vorkommenden Verhältnisse noch zwei Abbildungen von anderen Säugethieren vor und verweise zugleich auf die Fig. 233 vom Menschen. Die Fig. 176 stellt den Embryo eines Hundes dar,

Fig. 176.

bei dem die Leibeskrümmungen den höchsten Grad erreicht haben, den sie überhaupt erreichen. Bezeichnet man die Axe dieses Embryo mit Linien, so ergiebt sich, dass die Axe des Rückens ungefähr unter einem rechten Winkel in die des hinteren Kopftheiles und dieser wiederum in derselben Weise in den vorderen Kopfabschnitt übergeht. Ferner findet sich eine starke Biegung zwischen der Hals- und Brustgegend und eine zweite solche in der Höhe der hinteren Extremität, die Schwanzkrümmung. Die Gesammtkrümmung ist so, dass das vordere und hintere Leibesende einander sehr nahe liegen und eine ziemlich geschlos-

Fig. 176. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 5mal vergr. Nach Bischoff. *a* Vorderhirn; *b* Zwischenhirn; *c* Mittelhirn; *d* dritte Hirnblase; *e* Auge; *f* Gehörbläschen; *g* Unterkieferfortsatz; *h* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens, zwischen beiden der Mund; *i* zweiter Kiemenbogen, davor die erste Kiemenspalte; *k* rechtes Herzohr; *l* rechte, *m* linke Kammer; *n* Aorta; *o* Herzbeutel; *p* Leber; *q* Darm; *r* Dottergang mit den *Vasa omphalo-mesenterica*; *s* Dottersack; *t* Allantois; *u* Amnion; *v* vordere, *x* hintere Extremität; *z* Riechgrube.

sene Bucht umfassen, in welcher, von den ebenfalls weiter entwickelten seitlichen (und vorderen) Leibeswänden umschlossen, das Herz, die Anlage der Leber und der sich entwickelnde Darmkanal ihre Lage haben, während aus ihr der Stiel der Allantois, der Urachus, und der Dottergang (*x*) heraustreten. Etwas weniger entwickelt, d. h. zurück-

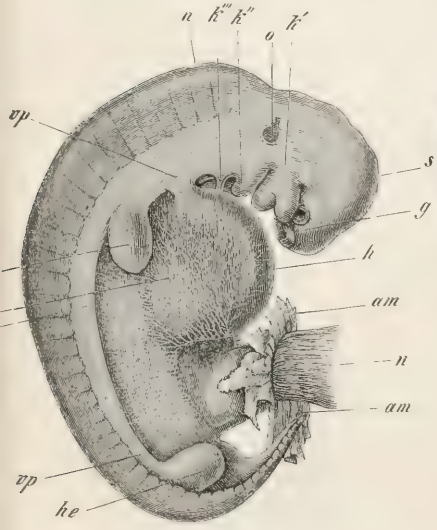


Fig. 177.

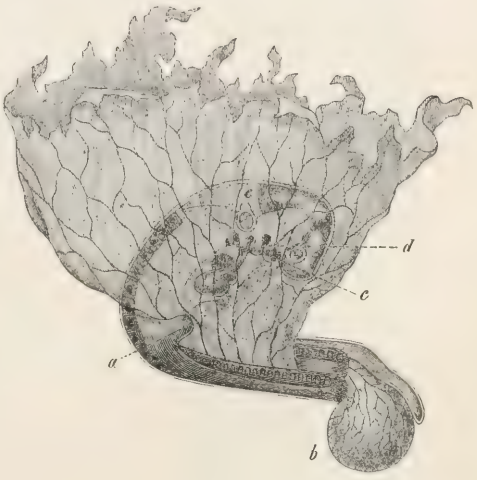


Fig. 178.

gebildet, erscheinen diese Krümmungen bei dem älteren Rindsembryo der Fig. 177, jedoch immer noch deutlich genug.

Zu der beschriebenen Kopf- und Schwanzkrümmung gesellt sich

Fig. 177. Embryo eines Rindes, 5mal vergr. *g* Geruchsgrübchen; *k'* erster Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatze; vor dem ersteren das Auge; *k''k'''* zweiter und dritter Kiemenbogen. Zwischen den drei Kiemenbogen zwei Kiemenspalten sichtbar, während der Mund zwischen den zwei Fortsätzen des ersten Bogens liegt. *s* Scheitelhöcker; *n* Nackenhöcker; *o* durchschimmerndes Gehörbläschen mit einem oberen Anhange (*recessus vestibuli*); *vp* Visceralplatten oder Bauchplatten; *ve* vordere Extremität; *l* Lebergegend; *am* Reste des Amnion; *h* Nabelstrang. Die Bauchwand dieses Embryo besteht noch grösstentheils aus der ursprünglichen Bauchhaut (*Membrana reuniens inferior*), in welcher zierliche Gefässramificationen sich finden.

Fig. 178. Hundsembryo von unten und rechts gesehen mit nach links geschlagenem Dottersack. Nach Bischoff. *a* vordere Extremität; *b* Allantois; *c* erster Kiemenbogen (Unterkieferfortsatz); *d* zweiter Kiemenbogen, hinter dem noch ein dritter und vierter sich finden; *e* Gehörbläschen. Ausserdem sieht man 4 Kiemenspalten, das Herz, die Urnieren. Vergr. 5mal.

nun noch eine Drehung des Embryo um seine Längsaxe, die in einer bestimmten Zeit sehr ausgeprägt ist. In einem gewissen Stadium nämlich liegt der Embryo so auf der Keimblase, dass sein Kopf von oben betrachtet im Profil sich zeigt und seine linke Seite nach oben wendet, während der mittlere Theil in der Weise gedreht ist, dass immer mehr vom Rücken sichtbar wird, so dass an der hinteren Leibeshälfte der Rücken nach oben und die Bauchfläche nach unten gerichtet ist. Das hintere Ende selbst ist häufig wiederum etwas auf die Seite gewendet und zeigt dann bei weiterer Entwicklung eine Andeutung einer spiraligen Aufrollung, die ich beim Kaninchen so stark ausgeprägt finde, dass das letzte Schwanzende hakenförmig umgebogen ist, während sie beim Hunde und Rinde nicht nennenswerth erscheint. Sehr schön ausgebildet ist dagegen diese spiralige Aufrollung bei Eidechsenembryonen (S. Remak Taf. IV Fig. 66) und vor allem bei Schlangenembryonen nach Rathke, bei denen der Schwanz zur Zeit der höchsten Ausbildung dieses Verhältnisses 7 Spiraltouren bildet und die Gestalt eines Schneckengehäuses wiederholt.

Betrachtet man einen Embryo mit entwickelter Spiralkrümmung von der Seite der Keimblase, so wird natürlich seine rechte Kopfhälfte und die Bauchfläche des Leibes sichtbar sein, wie die Fig. 178 ergiebt. Noch ist zu bemerken, dass die Spiralkrümmung des Leibes eine von links nach rechts gewundene Spirale darstellt, wie am besten an Schlangenembryonen zu sehen ist.

Spiral-, Kopf- und Schwanzkrümmung erhalten sich, nachdem sie vollkommen ausgebildet sind, noch eine gewisse Zeit, dann aber streckt sich der Embryo wieder, verliert zuerst die spiralige Drehung und endlich auch die um die Queraxe, obschon die letztere noch lange Zeit angedeutet bleibt.

Was nun die Ursachen dieser Krümmungen im Allgemeinen anlangt, so werden dieselben unstreitig dadurch bedingt, dass der Rücken und vor Allem das centrale Nervensystem, von denen wir schon früher gesehen haben, dass sie vor allen anderen Theilen sich anlegen und weiterbilden, mehr als die Theile der Bauchseite wachsen, wodurch der Embryo nothwendiger Weise nach dem Rücken zu convex wird. Später rücken dann diese Theile im Wachsthume langsamer vor und beginnen die Organe der Ventralseite sich zu entwickeln, worauf dann der Embryo gewissermassen sich aufrollt.

Während die beschriebenen Veränderungen in der Stellung des Leibes vor sich gehen, entwickelt sich nicht nur der Kopf immer mehr,
Hals. sondern es bildet sich allmälig auch der Hals aus und und zwar in ganz gleicher Weise wie beim Hühnchen (Fig. 179, 180). Es bilden sich

nämlich auch beim Säugethiere am Halse Kiemenspalten und Kiemenbogen. Deutlich sind drei Kiemenbogen. Der erste begrenzt die Mundöffnung und zerfällt deutlich in einen kürzeren Oberkieferfortsatz, welcher an die untere Fläche des Vorderkopfes sich anlegt, und in einen längeren Unterkieferfortsatz, der einen provisorischen Unterkiefer darstellt, jedoch anfangs vorn kolbig angeschwollen endet und mit dem der anderen Seite nicht zusammenhängt (Fig. 180). Zwischen diesen Theilen findet sich die primitive grosse Mundöffnung von rautenförmiger Gestalt, an deren Stelle während der Ausbildung der Kiemenbogen erst eine dünne Haut, die Rachenhaut sich findet (Fig. 218*r*), die dann später vergeht. Zwischen dem

Kiemenbogen und -spalten.

Oberkieferfortsatz.

Unterkieferfortsatz.

Mundöffnung.

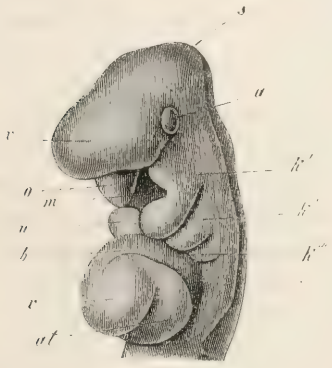


Fig. 179.

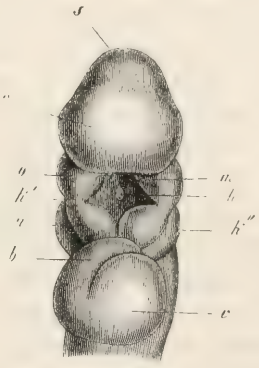


Fig. 180.

ersten und zweiten Kiemenbogen findet sich die erste Kiemenspalte, die auch bei Säugethieren sehr gut ausgeprägt ist. (Figg. 175, 176, 177). Ebenso ist auch der zweite Kiemenbogen stark entwickelt und vorn ebenfalls abgerundet (Fig. 179), wogegen der 3. Bogen erheblich kürzer ist, und ein 4. Bogen als besonderes abgegrenztes Gebilde bei Säugethieren sich nicht nachweisen lässt. Dagegen sind eine 3. und 4. Kiemenspalte auch beim Kaninchen ganz deutlich, nur kleiner als die vorderen Spalten. Die 3. Spalte fand ich auf der Höhe ihrer Entwicklung 0,19—0,20 mm lang und von derselben Form wie die vorderen

Fig. 179. Kopf des Embryo der Fig. 175, halb von der Seite.

Fig. 180. Derselbe Kopf von vorn und unten. Beide 12mal vergr. *v* Vorderkopf mit dem Vorderhirn; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k'* erster Kiemenbogen, *o*, *u*, dessen Ober- und Unterkieferfortsatz; *m* Mundöffnung; *h* Hypophysistasche; *k'' k'''* 2., 3. Kiemenbogen; *b Bulbus aortae*; *v* Kammer; *at* Vorhof des Herzens.

Spalten, während die 4. Spalte nur 0,068 mm maass und eine rundliche Gestalt besass. Alle Kiemenbogen entstehen in der primitiven Schlundwand als Wucherungen, die von den Seitentheilen der Schädelbasis nach vorn wachsen und sind die Homologa der am Rumpfe vorkommenden Bauchplatten (S. unten).

Höhere Sinnesorgane.

Die höheren Sinnesorgane treten, was ihre äusseré Erscheinung anlangt, beim Kaninchen wesentlich in derselben Weise auf, wie beim Hühnchen und verweise ich daher mit Bezug auf diese Organe auf die weiter unten folgende Schilderung von Durchschnitten.

Letzte Ausbildung des Rumpfes.

Nach Besprechung des Kopfes und Halses gehe ich zur Darlegung der Gestaltung des Rumpfes in späteren Zeiten. Bei dem ältesten der früher beschriebenen Embryonen (Fig. 173) war der Körper in der Mitte noch lange nicht geschlossen und stellte sowohl die Darmanlage als der eigentliche Leib in dieser Gegend eine weit offene Halbrinne dar, von denen die erstere in die tieferen Lagen des Blastoderma, der letztere in das Amnion überging; ebenso fehlte auch jede Spur von Extremitäten. Diese Verhältnisse ändern sich jedoch rasch und findet man schon am Ende des 10. und vor Allem am 11. Tage die seitlichen und ventralen Theile mehr ausgebildet und die Gliedmaassen im Hervorsprossen begriffen (Figg. 175—178). Auch bei Säugethieren schliesst sich der Leib an seiner Bauchseite anfänglich durch eine dünne Haut, die

Untere Vereinigungshaut.

untere Vereinigungshaut (Rathke), welche aus der Hautplatte und aus dem Hornblatte besteht, welche in einem früheren Stadium in der Fig. 176, in einem späteren in der Fig. 177 dargestellt ist, zu einer Zeit wo dieselbe ein reiches, schon von Rathke beschriebenes und von Coste zierlich abgebildetes Venennetz enthält, das zum Theil mit den Nabelvenen zusammenhängt. In diese primitive Bauchwand bilden sich dann später die schon beim Hühnchen geschilderten Productionen der Urwirbel, der Muskelplatten und der Spinalnerven oder die sogenannten

Bauchplatten.

Bauch- oder Visceralplatten hinein, welche in der Fig. 177 bei *vp* mit scharfer Begrenzung durch die Leibeswand durchschimmern und auch in der Fig. 176 deutlich sind, Bildungen, welche nach und nach immer weiter gegen die ventrale Mittellinie vorrücken und schliesslich, nachdem dieselben hier zur Vereinigung gekommen, die bleibende Bauchwand erzeugen.

Verschluss des Darmes.

Ebenso wie der Leib schliesst sich auch der Darm und schnürt sich von den tieferen Lagen der Keimblase ab, welche dadurch zum

Dottersack.

Dottersacke werden, wie die Fig. 178 diess darstellt.

Extremitäten.

Von den Extremitäten endlich, die in fast allen in diesem § gegebenen Figuren sichtbar sind, ist nur zu bemerken, dass sie in frühen

Stadien in allen Beziehungen mit denen des Hühnchens vollkommen stimmen.

Eihüllen der Säuger.

Ich wende mich nun zur Besprechung des Verhaltens der Eihüllen des Kaninchens und der Säugethiere überhaupt in frühen Zeiten und gebe an der Hand der Fig. 181 eine übersichtliche Schilderung, die für die späteren Zustände mehr an den Menschen sich hält.

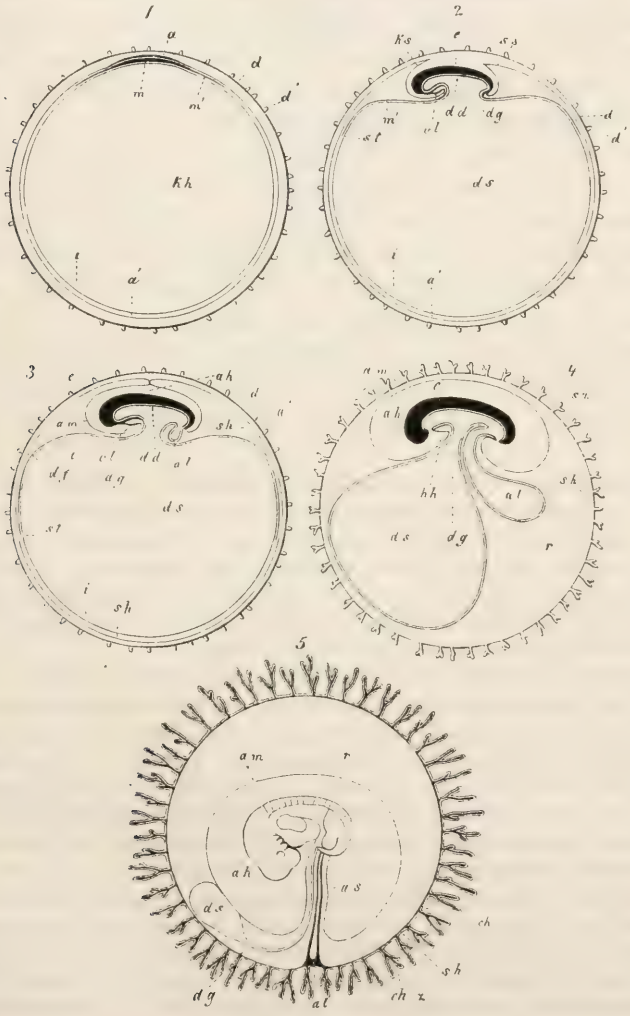


Fig. 181.

Fig. 181. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen, in denen allen, mit Ausnahme der letzten, der Embryo im Längs-

Die Fig. 1 stellt eine doppelblätterige Keimblase dar, an welcher in der Gegend der Embryonalanlage *a* auch ein mittleres Keimblatt *m* sich findet, welches mit einem dünneren Theile *m'* über den Bereich des Embryo hinausreicht, und eine *Area opaca s. vasculosa* erzeugt. Die Figur würde etwa dem Stadium entsprechen, welches im Flächenbilde durch die Figur 161 versinnlicht worden ist. In Figur 2 ist der Embryo schon entwickelter mit angelegtem Vorderdarme und Hinterdarme und Herzen, und zeigt von Eihüllen einmal das in der Bildung begriffene Amnion mit der Kopfscheide *ks* und der Schwanzscheide *ss*, welches als Faltenbildung der äusseren Lamelle der Keimblase oder des Ectoderma dargestellt ist, obschon dasselbe auch eine vom mittleren Keimblatte abstammende Lage besitzt. Durch die Entstehung der Amnionfalte ist der Gefässe führende Theil des mittleren Keimblattes oder die Darmfaserplatte *m'* ausser Berührung mit dem Ectoderma gesetzt und stellt nun, dem inneren Blatte der Keimblase oder dem Entoderma folgend, und mit demselben eine theilweise gefässhaltige Blase dar, die nichts anderes ist als die Anlage des Dottersackes und durch einen weiten und kurzen Gang *dg*, den Dottergang (*Ductus vitello-intestinalis s. omphalo-mesentericus*) mit dem noch weit offenen Darmkanale *dd* in Verbindung steht. Fig. 3 zeigt das Amnion geschlossen, jedoch mit noch

schnitte dargestellt ist. 1. Ei mit *Zona pellucida*, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage. 2. Ei mit in Bildung begriffenem Dottersacke und Amnion. 3. Ei mit sich schliessendem Amnion, hervorsprossender Allantois. 4. Ei mit zottentragender seröser Hülle, grösserer Allantois, Embryo mit Mund- und Anusöffnung. 5. Ei, bei dem die Gefässschicht der Allantois sich rings an die seröse Hülle angelegt hat und in die Zotten derselben hineingewachsen ist, wodurch das ächte Chorion entsteht. Dottersack verkümmert, Amnionhöhle im Zunehmen begriffen.

d Dotterhaut, *d'* Zöttchen der Dotterhaut; *sh* seröse Hülle; *sz* Zotten der serösen Hülle; *ch* Chorion (Gefässschicht der Allantois); *chz* ächte Chorionzotten (aus den Fortsätzen des Chorion und dem Ueberzuge der serösen Hülle bestehend); *am* Amnion; *ks* Kopfscheide des Amnion; *ss* Schwanzscheide des Amnion; *ah* Amnionhöhle; *as* Scheide des Amnion für den Nabelstrang; *a* der Embryonalanlage angehörende Verdickung im äussern Blatte der Keimblase *a'*; *m* der Embryonlanlage angehörende Verdickung im mittleren Blatte der Keimblase *m'*, die anfänglich nur so weit reicht, als der Fruchthof, und später die Gefässschicht des Dottersacks *df* darstellt, die mit der Darmfaserplatte zusammenhängt; *st Sinus terminalis; dd* Darmdrüsenblatt, entstanden aus einem Theile von *i*, dem innern Blatte der Keimblase (späterem Epithel des Dottersacks); *kh* Höhle der Keimblase, die später zu *ds*, der Höhle des Dottersacks wird; *dg* Dottergang; *al* Allantois; *e* Embryo; *r* ursprünglicher Raum zwischen Amnion und Chorion, mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllt; *vl* vordere Leibeswand in der Herzgegend; *hh* Herzhöhle ohne Herz dargestellt. — In Fig. 2 und 3 ist der Deutlichkeit wegen das Amnion zu weit abstehend gezeichnet. Ebenso ist die Herzhöhle überall zu klein gezeichnet und auch sonst manches, wie bes. der Leib des Embryo mit Ausnahme der Fig. 5 nur schematisch dargestellt.

bestehender Amnionnaht und lässt erkennen, dass die oberflächliche Lamelle der Amnionfalte sammt dem übrigen Theile des Ectoderma oder der äusseren Lamelle der Keimblase, so wie die Amnionnaht sich löst, eine besondere blasenförmige äussere Eihülle darstellt (*sh*), welche nichts anderes ist, als die seröse Hülle v. Baer's. Ferner ist in diesem Stadium der Dottersack weiter vom Darm abgeschnürt, der Dottergang länger und enger, und die vom mittleren Keimblatte abstammende Gefässlage desselben, deren Gefässe mit einer Randvene *st* sich begrenzen, ausgebreiteter. Als vollständiges *novum* ist nun auch die Allantois (*al*) erschienen, ein hohles mit dem Hinterdarm verbundenes Gebilde, ausgekleidet vom Darmepithel und umhüllt von einer Fortsetzung der Darmfaserplatte, welche in den Raum zwischen Amnion, seröser Hülle und Dottersack hineinragt. In 1, 2 und 3 ist als äusserste Hülle der Eier die *Zona pellucida* dargestellt, welche später schwindet.

In 4 ist der Dottersack relativ kleiner und die Allantois grösser geworden. Im Amnion beginnt *Liquor amnii* sich anzusammeln und an der serösen Hülle, einer einfachen epithelialen Zellenhaut, sind hohle Zöttchen *s z* aufgetreten, wodurch diese Haut zur primitiven Zottenhaut, *Chorion primitivum* wird. In diese Zöttchen bilden sich später Gefässe von der Allantois hinein, wodurch dann das bleibende Chorion, *Chorion secundarium s. verum*, entsteht. Die Allantois nämlich legt sich, grösser geworden, an die seröse Hülle an und vergeht in ihrem inneren vom Entoderma abstammenden Theile, während die äussere gefässhaltige Lage längs der ganzen inneren Oberfläche der serösen Hülle sich ausbreitet und mit derselben zu einer gefässhaltigen Haut verschmilzt. Während diess geschieht, wird der Dottersack relativ immer kleiner, wogegen das Amnion, mit Flüssigkeit sich füllend, endlich dem *Chorion verum* sich anlegt und zugleich eine Hülle um den Harngang, Urachus — wenn er sich erhält —, die Allantois-Gefässe (die Nabelgefässe) und um den Dottergang und seine Gefässe herum bildet, welche Theile zusammen den Nabelstrang darstellen.

Eihüllen des Kaninchens.

Ich füge nun hier noch einige Bemerkungen über die Eihüllen des Kaninchens bei, da hier doch vorzüglich von diesem Thiere die Rede war. Das sich entwickelnde Ei dieses Geschöpfes (Fig. 182), das wir durch die Untersuchungen von v. Baer und namentlich von Bischoff kennen, besitzt im ausgebildeten Zustande eine rundliche, in einige Abtheilungen zerfallende Placenta, welche von Seiten des Eies von der Allantois gebildet wird, die als Blase sich erhält. Diese Allantois ist mit der serösen Hülle verbunden, und beide stellen gemeinschaftlich die Zotten der *Placenta foetalis* dar, welche aufs Innigste in einen wuchernden Theil des Uterus eingreifen, so dass man beide Theile, den mütter-

lichen und den fötalen Theil der Placenta nicht von einander trennen kann. Ein Hereinwachsen der Zotten in Uterindrüsen ist jedoch beim Kaninchen nicht nachzuweisen (S. unten). Die Gefässe beider Theile der Placenta sind sehr entwickelt, zeigen aber auch im mütterlichen Theile nichts Bemerkenswerthes, was mit Hinsicht auf die menschliche Placenta hervorzuheben ist. Vom Dottersacke des Kaninchens ist zu bemerken, dass er sich in eigenthümlicher Weise umgestaltet, indem er zu einer hutpilzförmigen gestielten Blase wird (Fig. 182 *ds*), die am inneren Blatte Gefässe entwickelt (*fd*), die der Darmplatte angehören und mit einem *Sinus terminalis* (*st*) enden, während das äussere Blatt gänzlich gefässlos bleibt und nur von dem ursprünglichen inneren Blatte der Keimblase, dem späteren Epithel des Dottersackes (*ed''*) gebildet wird. Zwischen Allantois, Amnion und Dottersack entwickelt sich im Kaninchenei ein grosser Raum *r*, der mit einer eiweisshaltigen Flüssigkeit gefüllt ist und dem Spatium entspricht, das ich beim Hühnchen Blastodermahöhle nannte, nur dass dasselbe beim Kaninchen nirgends von der serösen Hülle begrenzt wird. In späterer Zeit verwächst der gefässhaltige Theil des Dottersackes mit der serösen Hülle und bildet sich so auch an dem Theile der Eier, welchem die Allantois nicht anliegt, eine gefässhaltige äussere Eihaut. Die äussere Eihaut (*Chorion secundarium*) eines reifen Kaninchencies zeigt also das Bemerkenswerthe, dass sie ihre Gefässe von zwei Orten her bezieht, ein Verhalten, welches bis jetzt nur bei gewissen Nagern gefunden worden ist. Nichtsdestoweniger entwickelt auch beim Kaninchen nur der

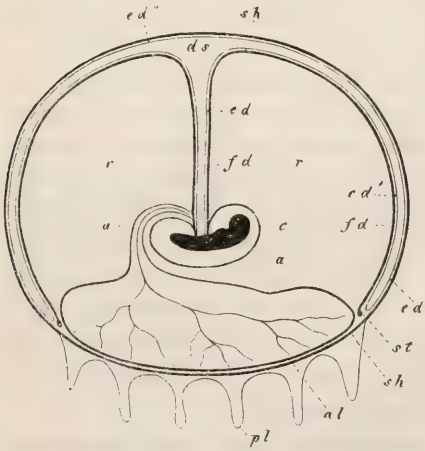


Fig. 182.

Fig. 182. Ei des Kaninchens im Längsschnitte. Nach Bischoff. *e* Embryo; *a* Amnion; *u* Urachus; *al* Allantois mit ihren Gefässen; *sh* seröse Hülle; *pl* deutet die Zotten der Placentarstelle an, die aus der Allantois und der serösen Hülle bestehen, was in der Figur nicht weiter angegeben ist; *fd* gefässhaltige Faserhaut des Dottersackes; *ed* Epithel des Dotterganges; *ed'* Epithel der inneren Lamelle des Dottersackes, *ed''* Epithel der äusseren Lamelle desselben; *st Sinus terminalis*, Ende der Faserschicht des Dottersackes; *r* Raum mit Flüssigkeit zwischen Amnion, Allantois und Dottersack.

Theil des Chorion, an dessen Bildung die Allantois sich betheiligt, wahre Zotten und eine Placenta.

Nach gegebener übersichtlicher allgemeiner Darstellung der Eihüllen der Säuger und derjenigen des Kaninchens, gehe ich nun zur Schilderung ihrer Entstehung beim Kaninchen über, wobei ich nur die wichtigeren Punkte berühre.

Wie wir in § 19 sahen, gelangt das befruchtete Ei des Kaninchens, das im Eileiter neben der Zona auch eine dicke Eiweissschicht anbildet, mit beiden diesen Lagen in den Uterus. In diesem verdünnt sich, gleichzeitig mit der Bildung der Keimblase und der Vergrösserung der Eier rasch die Eiweissschicht, so dass dieselbe an Eiern von 3—4 mm Länge nur noch 7—15 μ misst, während die Zona offenbar eine Zunahme erleidet, da sie eher mehr in der Dicke beträgt (11 μ) als im unbefruchteten Eie. In dieser Weise erhält sich die Zona bis zu dem Zeitpunkte, wo die Eier an der Uteruswand sich festsetzen, um dann nach und nach zu verschwinden. Reichert meldet (Nr. 3, S. 49), dass dieses Schwinden am Ende des 6. Tages eintrete, womit ich mich nicht ganz einverstanden erklären kann, denn ich habe an Eiern mit Primitivstreifen von 8 Tagen die Zona noch in ziemlicher Dicke, aber mit körnigfaseriger Structur gefunden, wogegen dieselbe am 9. und 10. Tage an der der Placentarstelle abgewendeten Seite nur noch ein ganz dünnes Häutchen von 1—2 μ darstellte, das ganz und gar aus feinsten Fäserchen zu bestehen schien, und nur geringe Consistenz besass. Weiter habe ich die Zona nicht verfolgt, dagegen giebt Hensen an (Zeitschr. f. Anat. u. Entw. I S. 262), dass das Prochorion (so nennt er treffend Zona und Eiweisshülle zusammen) nicht resorbirt werde, sondern noch am 20. Tage als freilich sehr feines Häutchen nachgewiesen werden könne. Offenbar hat jedoch Hensen bei dieser Angabe nicht die Placentarstelle im Auge und unterliegt es keinem Zweifel, dass, was etwa vom Prochorion anderwärts sich erhält, keine Rolle mehr spielt.

Zona pellucida.

Prochorion.

Amnion und seröse Hülle entstehen beim Kaninchen in wesentlich derselben Weise, wie beim Hühnchen. Vom Amnion ist zu bemerken, dass dasselbe nicht wie beim Hühnchen mit einer Naht, sondern durch allmäliges Vorwachsen seiner Ränder gegen einen ungefähr der Mitte des Rückens entsprechenden Mittelpunkt sich schliesst, und daher vor dem Schlusse, wie Bischoff diess ganz richtig dargestellt hat, stets mit einer erst länglich runden, und dann rundlichen Oeffnung an der Rückseite versehen ist. Sehr auffallend ist auf den ersten Blick die Dicke der Hautplatte an den hinteren Theilen des Amnion (Fig. 203), doch kann bemerkt werden, dass auch die betreffende Lage des Amnion

Amnion.

des Hühnchens in gewissen Gegenden eine nicht unbedeutende, wenn auch nicht so erhebliche Dicke besitzt. In diesen dicken Theilen des Amnion glaube ich auch, vor der Zeit des Verschlusses des Bauchnabels, Gefässe wahrgenommen zu haben, welche den Gefässen verglichen werden können, welche bei gewissen Thieren eine kleine Strecke weit auf den Nabelstrang übergehen und wie diese Theile des Gefässsystems der Bauchdecken sind.

Serose Hülle.

Die seröse Hülle zeigt in ihrem Entstehen beim Kaninchen nichts Besonderes, verhält sich dagegen in ihren späteren Umgestaltungen sehr eigenthümlich. Ein Theil derselben (*Pars allantoica*) tritt in nähere Beziehung zur Allantois, gestaltet sich zum Epithel der Allantoiszotten und bleibt während der ganzen Fötalperiode bestehen (S. unten), während der andere Theil (*Pars vitellina*) mit dem Darmdrüsenblatte des hutpilzförmig gewordenen Dottersackes sich vereint und nach den Untersuchungen Slavjansky's (Sitzungsber. der sächs. Akad. 1872 S. 247), später unter eigenthümlichen Veränderungen seiner Elemente zu Grunde geht. Derselbe Autor, der eine schematische Darstellung der Eihäute des Kaninchens gibt, die von derjenigen von Bischoff etwas abweicht, meldet auch, dass der in Fig. 182 mit *r* bezeichnete Raum von einem endothelialen, durch Höllenstein nachweisbaren Ueberzuge ausgekleidet sei. Ist dem so, worüber ich mir kein Urtheil anmaasse, so würde ich dieses Endothel als Fortsetzung des Peritonealendothels ansehen und annehmen, dass dasselbe in ähnlicher Weise aus der Darmfaserplatte des Dottersackes und der Allantois, und aus der Hautplatte des Amnion durch histologische Differenzirung hervorgeht, wie das Bauchhöhlenendothel selbst aus der Darmfaserplatte des Darmes und aus der Hautplatte der seitlichen Leibeswände. Der Raum *r* in Fig. 182, oder was ich Blastodermahöhle nannte, wäre somit ein Annex der Bauchhöhle, mit welcher derselbe auch in seiner Entwicklung durch eine Spaltbildung im mittleren Keimblatte übereinstimmt (S. Fig. 109), und könnte derselbe möglicher Weise auch bei anderen Thieren und beim Menschen, bevor er durch die Anlagerung des Amnion an das Chorion verschwindet, ein Endothel entwickeln.

Dottersack.

Der Dottersack des Kaninchens entwickelt sich aus den tieferen Lagen der Keimblase, d. h. aus dem Entoderma und dem Mesoderma, so weit letzteres nicht zur Bildung der Hautplatte des Amnion verbraucht wird, und erzeugt in seinem Mesoderma die ersten peripherischen Gefässe oder die Gefässe des Fruchthofes. Verschieden vom Hühnchen, aber auch von anderen Säugethieren, umwächst, wie wir oben schon sahen, das Mesoderma das innere Blatt der Keimblase nicht ganz (Fig. 182) und bildet sich somit hier niemals ein vollständiger

Kreislauf im Fruchthof.

doppelblättriger Dottersack. Was die Gefässe dieses Dottersackes anlangt, so habe ich über das Einzelverhalten desselben keine besonderen Untersuchungen angestellt und gebe daher ein bekanntes Bild von Bischoff, ohne für alle Einzelheiten desselben einstehen zu können. (Fig. 183). Aus demselben ergiebt sich, dass der erste Kreislauf des Kaninchens in Vielem mit demjenigen des Hühnchens übereinstimmt, nur ist die Symmetrie beider Seiten grösser als dort und finden sich an der Stelle zweier *Arteriae omphalo-mesentericae* viele Paare kleiner Arterien, die von den *Aortae descendentes* seitlich in den Fruchthof treten.

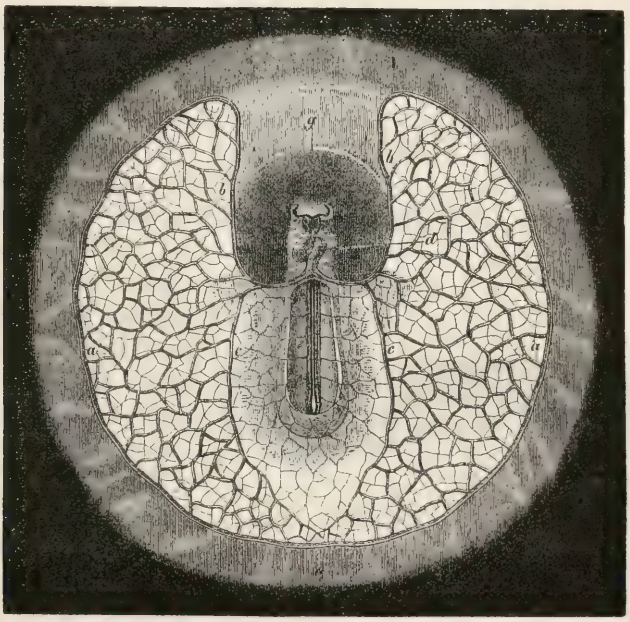


Fig. 183.

Ferner enthält hier der Fruchthof im grössern Theile seines Umfanges zweierlei Gefässnetze, ein oberflächliches arterielles und ein tiefer gelegenes Venennetz.

Fig 183. Fruchthof eines Kaninchens mit Embryo von der Bauchseite, von 4 Par. Linien Durchmesser mit vollkommen entwickeltem erstem Gefässsysteme. Nach Bischoff, etwas verkl. *a Vena* oder *Sinus terminalis*; *b Vena omphalo-mesenterica*; *c* starker hinterer Ast derselben; *d* Herz, schon S förmig gebogen; *e* primitive Aorten oder *Arteriae vertebrales posteriores*; *ff Art. omphalo-mesentericae*; *g* primitive Augenblasen. Man sieht das feinere oberflächliche (nach aussen gelegene) mehr arterielle und das stärkere tiefe, mehr venöse Gefässnetz im Fruchthof.

Erste Entstehung der Gefässe.

Wichtiger als das Studium der Anordnung der ersten Gefässe erschien mir die Untersuchung der ersten Bildung derselben und des Blutes, über die wir von Säugethieren noch so gut wie gar nichts wissen, und war ich so glücklich in dieser Beziehung wenigstens einige ganz bestimmte Thatsachen zu gewinnen.

Die ersten Spuren der Gefässbildung fand ich bei Embryonen vom 8. Tage mit Rückenfurche und Primitivstreifen, aber noch ohne Urwirbel und deutliche Herzanlagen. Hier waren am Rande des Fruchthofes einige Gefässanlagen deutlich, vor allem die Anlage der Randvene selbst, und hie und da auch noch ein Gefäss an der Seite derselben und stellten sich diese, wie die Fig. 184 zeigt, einfach als Verdickungen des Mesoderma dar, die aus rundlichen Zellen bestanden, während die Elemente der angrenzenden Theile dieser Keimschicht mehr abgeplattet waren. Von der Fläche erschienen diese Gebilde als dunklere Zellenstränge ohne jegliche schärfere Begrenzung, die netzförmig untereinander zusammenhingen. Bei etwas älteren Embryonen mit 3—4 Urwirbeln, wie bei dem in der Fig. 164 dargestellten, erschienen diese Stränge zum Theil schon hohl als wirkliche Gefässe mit deutlicher Wand, zum Theil noch ebenso wie früher als solide Zellenstränge und noch später waren alle Stränge verschwunden und überall im Fruchthofe gut begrenzte Gefässe mit rothen, kernhaltigen Blutzellen vorhanden, deren Bau vollkommen derselbe war, wie beim Hühnchen. — Aus diesen Daten, so lückenhaft sie auch sind, geht doch mit Sicherheit hervor, dass die ersten Gefässe und das erste Blut beim Kaninchen ebenso sich bilden wie bei den Vögeln.

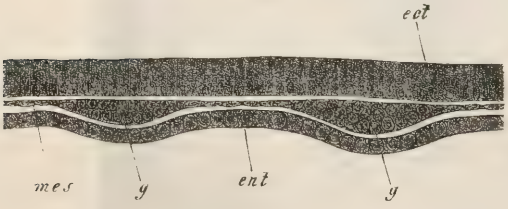


Fig. 184.

Allantois.

Ich gedenke nun noch kurz der Allantois des Kaninchens. Wie dieselbe sich entwickelt, ist schon oben besprochen worden und erwähne ich daher nur, dass dieselbe, grösser und selbständig geworden und aus dem Embryo herausgetreten, auf der rechten Seite desselben

Fig. 184. Senkrechter Schnitt des Randes des Fruchthofes (*Area opaca*) eines Kaninchenembryo mit Rückenfurche und Primitivstreifen ohne Urwirbel vom 7. Tage, 200mal vergr. *ect* Ectoderma, hier verdickt (Ectodermawulst); *ent* Entoderma; *mes* Mesoderma; *gg* Gefässanlagen darin, davon die eine die Randvene.

ihre Lage hat und bald nach zwei Seiten hakenförmig umgebogen, an einer kreisförmigen Stelle der serösen Hülle sich anlagert und mit derselben verwächst. Beide Gebilde zusammen treiben dann Zotten, welche in eine verdickte Stelle der Uterinwand eingreifen, ohne jedoch nach Bischoff in die Uterindrüsen sich einzusenken. Bemerkenswerth ist, worauf schon früher hingewiesen wurde, dass schon das Ectoderma der Keimblase an der Stelle, die später zur *Pars allantoica* der serösen Hülle wird, in früher Zeit eine Verdickung besitzt, den von mir sogenannten Ectodermawulst, der nach meinen Erfahrungen, bevor das Amnion sich geschlossen hat und die seröse Hülle entstanden ist, stark wuchert und noch vor der Verbindung mit der Allantois zottenähnliche Fortsätze treibt.

§ 23.

Innere Gestaltungen beim Kaninchenembryo. Keimblätter. Primitivorgane.

Nachdem in den vorhergehenden §§ die äusseren Formverhältnisse junger Kaninchenembryonen in allen wesentlichen Puncten geschildert worden sind, ist es nun an der Zeit auch die inneren Vorgänge ins Auge zu fassen, wie sie an Quer- und Längsschnitten sich ergeben.

Keimblätter.

Die erste Frage, die sich hier aufdrängt, die nach der Zahl und und Entstehung der Keimblätter, ist schon in § 20 im Wesentlichen beantwortet worden. Dort wurde nachgewiesen, dass nach der Furchung in erster Linie ein äusseres Keimblatt entsteht und die sogenannte Keimblase darstellt. Aus dem Reste der Furchungskugeln bildet sich eine scheibenförmige Platte, die an einer Stelle der Keimblase von innen her sich anlagert, und diese Platte stellt die erste Anlage des inneren Keimblattes dar. Im weiteren Verlaufe wächst diese Platte an der inneren Oberfläche der primitiven Keimblase herum und stellt schliesslich eine zweite innere Blase dar, so dass das voll ausgebildete Primitivorgan, mit welchem die Entwicklung des Kaninchens beginnt, eine doppelblättrige, ganz geschlossene Blase ist. Bevor jedoch diese Doppelblase ganz vollendet ist, hat auch schon die Entwicklung des mittleren Keimblattes begonnen, die wesentlich in derselben Weise, wie beim Hühnchen, sich macht und mit dem ersten Auftreten des Embryo im innigsten Zusammenhange steht.

Die erste Spur des Kaninchenembryo erscheint in Gestalt einer scheibenförmigen Verdickung des äusseren Blattes der Keimblase oder

des Ectoderma, die ich oben als Embryonalfleck bezeichnete, welche die Embryologen, mit Ausnahme Hensen's, bisanhin Fruchthof benannten. Diese Verdickung besteht anfänglich aus einer einzigen Schicht höherer und schmälerer Zellen, welche aus den ursprünglichen platten Pflasterzellen des äusseren Keimblattes sich hervorbilden; sobald jedoch auf der Embryonalanlage der Primitivstreifen hervortritt, beginnen diese Zellen an einer Stelle in die Tiefe zu wuchern, und stellen eben dadurch den Primitivstreifen dar, wie diess die Fig. 185 erkennen lässt. Diese Wucherung des äusseren Keimblattes ist, wie beim Hühnchen, nichts anderes als die erste Anlage des Mesoderma. In weiterer Entwicklung nämlich breitet sich diese Wucherung rasch nicht nur über

Fig. 185.

die ganze Embryonalanlage, sondern auch weiter über die Keimblase aus, so dass sie bei Embryonalanlagen, die die allererste Andeutung der Rückenfurche zeigen, bereits einen breiten Saum um dieselben bildet, wie die Fig. 187 zeigt. Ich habe nun freilich die allmälige Ausbildung eines solchen, über eine grössere Fläche sich erstreckenden Mesoderma aus der ersten Anlage desselben oder aus dem Primitivstreifen nicht Schritt für Schritt verfolgt, nichts destoweniger glaube ich im Rechte zu sein, wenn ich annehme, dass beim Kaninchen die Vorgänge wesentlich so ablaufen, wie beim Hühnchen. Hierbei stütze ich mich einmal darauf, dass auch beim Kaninchen am entwickelteren Primitivstreifen ohne Ausnahme eine innige Verbindung des Ectoderma und Mesoderma gefunden wird, wie die Fig. 186 diess darstellt, und zweitens auf den Umstand, dass das Mesoderma unzweifelhaft von der Embryonalanlage aus peripherisch weiter wuchert, wie diess ja schon längst durch die Abbildungen von Bischoff bekannt geworden ist. Im Mesoderma nämlich entwickeln sich die ersten Gefässe, und bezeichnet die Grösse des Gefässhofes oder der *Area opaca* auch diejenige des mittleren Keimblattes, welcher Gefässhof anfänglich als schmaler Saum den

Fig. 185. Querschnitt durch den dickeren Theil der ersten Anlage des Primitivstreifens eines Kaninchencies von 7 Tagen. 405mal vergr. *pr* Primitivstreifen; *bl* Keimblase; *ect* Ectoderma; *ent* Entoderma.

Embryo umgiebt und zuletzt die innere Lamelle der Keimblase weit umwuchert, und mit ihr den Dottersack bildet. Vor der Anlage der

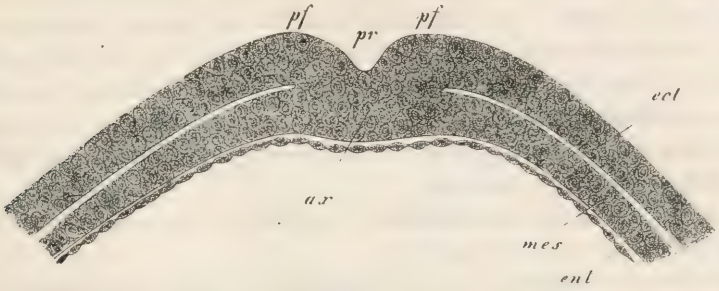


Fig. 186.

Gefässe an Fruchthöfen, wie sie die Fig. 187 darstellt, ist das Mesoderma am Rande ganz dünn und überhaupt nur im Bereiche der Embryonalanlage dicker. Später jedoch zeigt der Rand eine wulstige Verdickung, die Anlage des *Sinus terminalis* und gewinnen die peripherischen Theile des Mesoderma überhaupt an Dicke.

Eine sehr auffällige Erscheinung ist das ungleichmässige Wachsthum des Mesoderma in den ersten Stadien seiner Entwicklung, das von Hensen und mir in ganz übereinstimmender Weise beobachtet worden ist. Wie die Fig. 187

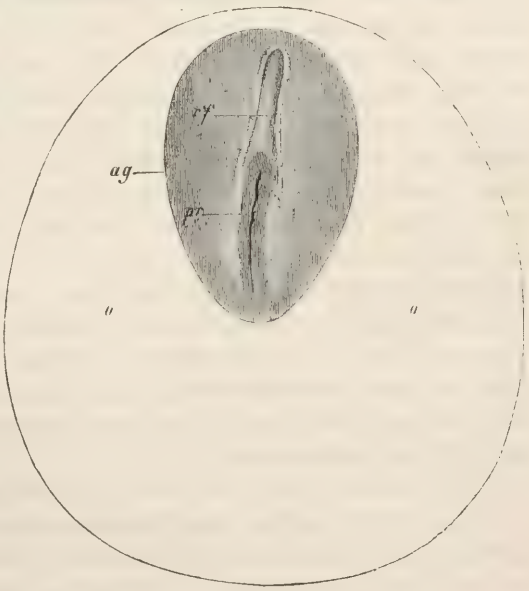


Fig. 187.

Fig. 186. Primitivstreifen oder Axenplatte eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, der noch keine Rückenfurche und keine Urwirbel besass, quer durchschnitten. Vergr. 220mal. *ax* Primitivstreifen oder Axenplatte; *pr* Primitivrinne; *pf* Primitivfalten; *ect* Ectoderma; *mes* Mesoderma; *ent* Entoderma.

Fig. 187. *Area vasculosa* und Embryonalfleck (Embryonalanlage) eines Kaninchencies von 7 Tagen, 28mal vergr. *o* Gefässhof (*Area opaca*); *ag* Embryonalfleck oder Embryonalanlage; *pr* Primitivstreifen; *rf* Rückenfurche.

lehrt, ist dasselbe am Kopfende junger Embryonalanlagen sehr schmal, schon breiter seitlich, und am breitesten hinten, so dass der Embryo excentrisch in der *Area opaca s. vasculosa* seine Lage hat. Es ist demnach das Wachsthum des mittleren Keimblattes in der Richtung nach vorn am schwächsten, ja es scheint selbst, wie wenigstens spätere Stadien lehren, vor dem Kopfe des Embryo eine Anbildung eines Mesoderma bald aufzuhören, indem zur Zeit der Entstehung der ersten Gefässe, sowohl die Kopfkappe als die Kopfscheide des Amnion in der Mitte keine Mesodermalage besitzen.

Verhalten der Keimblätter junger Embryonen.

Bezüglich auf die Beschaffenheit der Keimblätter junger Kaninchenembryonen bemerke ich folgendes:

Bei Embryonalanlagen mit Primitivstreifen ohne Rückenfurche und Urwirbel, wie solchen, von denen in der Fig. 186 eine dargestellt ist, finden sich folgende Verhältnisse.

Ectoderma.

Das Ectoderma ist seitlich vom Primitivstreifen 30 μ dick und besteht aus Einer, stellenweise vielleicht aus zwei Lagen cylindrischer Zellen. In geringer Entfernung (0,38—0,50 mm) vom Primitivstreifen verschmälert sich dasselbe auf 15—19 μ, um dann sofort wieder bis zu 30—34 μ Dicke zu gewinnen, welche Dicke bis in die Entfernung von 1,56 mm vom Primitivstreifen oder bis zu dem Punkte anhält, wo das Mesoderma aufhört. Hierauf folgt eine Strecke von 0,40—0,45 mm Länge, wo das Ectoderma wieder 15—16 μ misst, um dann in eine 7—8 μ dicke Lage überzugehen, die im ganzen übrigen Theile der Keimblase in dieser geringen Dicke sich erhält. Die erwähnte Verdickung, die ich den Ectodermawulst des Fruchthofes nennen will, verdient alle Beachtung, indem dieselbe, wie schon im vorigen § erwähnt wurde, eine Einrichtung darstellt, die die Verbindung des Eies mit dem Uterus vermitteln hilft. Dieselbe besteht um diese Zeit aus einer oder zwei Lagen cylindrischer Zellen, ähnlich denen der mittleren Theile des Ectoderma.

Ectodermawulst des Fruchthofes.

Mesoderma.

Am mittleren Keimblatte ist bemerkenswerth, dass dasselbe in der Mitte neben dem Primitivstreifen am dicksten ist und bis zu 22 μ in der Dicke misst. Von da an verschmälert sich dasselbe nach den Seiten und nach hinten ganz allmälig, beträgt im Anfange des Ectodermawulstes nur noch 7,6—11 μ und sinkt dann zu einer ganz dünnen Schicht von 4,0—5,7 μ herab, in welcher Zartheit dasselbe bis zum Rande der *Area opaca* reicht. Nur in Einer Gegend ist das Verhalten dieser Schicht eigenthümlich, nämlich am vorderen Ende des Primitivstreifens und vor demselben. Hier wird das Mesoderma schon am vorderen Ende des Primitivstreifens dicker und setzt sich in Gestalt einer dickeren Platte über den Primitivstreifen hinaus eine kurze

Strecke in die Embryonalanlage fort. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich diese Verdickung des Mesoderma, die vor dem Primitivstreifen vom Ectoderma gut abgegrenzt ist, mit dem Theile vergleiche, den ich beim Hühnchen als Kopffortsatz des Primitivstreifens bezeichnete und in eine unmittelbare Beziehung zur Entwicklung des Kopfes brachte; immerhin sind meine Erfahrungen beim Kaninchen nach dieser Seite noch zu spärlich, um schon ganz bestimmte Schlüsse zu erlauben. Der Kopffortsatz der Embryonalanlage der Fig. 186 maass 41—45 μ in der Dicke und 0,30—0,38 mm in der Breite, während das Ectoderma in dieser Gegend nur 11—19 μ maass, das Entoderma dagegen 11 μ dick war.

Kopffortsatz des Primitivstreifens.

Das innere Keimblatt ist bei Embryonalanlagen mit Primitivstreifen in der Mitte unter dem Streifen dünn, und wie früher aus sehr platten Elementen gebildet (S. Fig. 154). Dagegen ist sehr auffallend, dass dasselbe in geringer Entfernung von der Mitte bis zu 11—15 μ sich verdickt und rundlicheckige Pflasterzellen zeigt, die durch eine gewisse Anzahl feiner, runder, dunkler Körnchen ein eigenthümliches Gepräge annehmen. In dieser Form und Grösse erhalten sich die Zellen bis in die Gegend des Ectodermawulstes, von wo an sie wieder allmälig in die platte Form übergehen, um jedoch erst jenseits der *Area opaca* wieder ganz so sich zu gestalten, wie sie in der Gegend des Primitivstreifens sich finden, und wie sie früher in der ganzen inneren Lamelle der Keimblase zu sehen sind.

Entoderma.

Nach Besprechung der Entstehung der Keimblätter des Kaninchens und ihrer ersten Gestaltung, wende ich mich zur Darstellung des Verhaltens der ersten Organbildungen an Querschnitten, und glaube ich dieselben am besten klar machen zu können, wenn ich von einem etwas älteren Embryo ausgehe, bei welchem die Primitivorgane schon alle angelegt sind. Die Fig. 188 zeigt einen Querschnitt durch die Urwirbelgegend eines Embryo von 9 Tagen und 2 Stunden, der noch keinerlei Leibeskrümmung besass und lehrt, dass in diesem Stadium die Verhältnisse der Säugethierembryonen denen des Hühnchens so ähnlich sind, dass eine weitere Besprechung des Bildes ganz überflüssig erscheint.

Entstehung der Primitivorgane.

Geht man von diesem Stadium rückwärts, so bleiben anfangs die Bilder leicht verständlich, dann aber treten zur Zeit der ersten Bildung der Rückenfurche Gestaltungen auf, die ganz eigener Art zu sein scheinen und Hensen veranlasst haben, anzunehmen, dass bei jungen Säugethierembryonen anfangs die *Chorda dorsalis* nicht vorhanden sei. Nach Hensen (Nr. 114) besitzen junge Embryonalanlagen ursprünglich überall ein mittleres Keimblatt, später jedoch fehlt dasselbe in der

Mittellinie und grenzt somit hier das äussere Keimblatt an das Entoderma. Die *Chorda dorsalis* bildet sich später, aber nicht aus dem mittleren Keimblatte, sondern als mediale Längsfalte des unteren Keimblattes. Wären diese Angaben von Hensen der Wirklichkeit entsprechend, so würden die Säugethiere und Vögel in einem sehr wesentlichen Puncte ihrer Entwicklung von einander abweichen und ein neuer sehr tiefer Riss in die Lehre Remak's gelegt sein, nach welcher jedes Keimblatt zu ganz bestimmten Organen in Beziehung steht und namentlich das Darmdrüsenblatt oder innere Keimblatt einzig und allein epitheliale

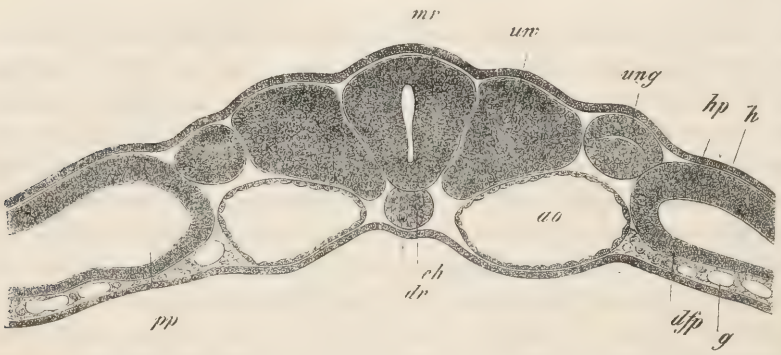


Fig. 188.

Organe bildet. Es verlohnt sich daher wohl der Mühe, genau nachzuforschen, wie die Chorda der Säugethiere sich bildet, um so mehr als auch Balfour bei den Elasmobranchiern ähnliches wie Hensen gefunden zu haben vorgiebt (Nr. 39).

Verfolgt man junge Säugethierembryonen zur Zeit der Entstehung der Rückenfurche, so ergeben sich in der That sehr eigenthümliche Bilder und gebe ich in der Fig. 189 einen Querschnitt eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, mit Primitivstreifen und Rückenfurche, ohne Urwirbel, an dem die Chorda nicht vorhanden zu sein und die Medullarplatte unmittelbar an das Entoderma zu grenzen scheint. Untersucht man jedoch einen solchen Schnitt genauer, so treten Andeutungen auf, welche für das Dasein einer Chorda sprechen.

Fig. 188. Querschnitt durch die mittlere Rumpfgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. Vergr. 158mal. *dr* Darmrinne, von Entoderma ausgekleidet; *ch* Chorda; *ao Aortae descendentes*; *uw* Urwirbel mit Höhle; *mr* Medullarrohr; *ung* Urnierengang; *dfp* Darmfaserplatte; *g* Gefässe in den tieferen Theilen dieser Platte; *hp* Hautplatte; *h* Hornblatt; *p* Peritonealhöhle.

indem bei dem Buchstaben *c* wie Trennungslinien sich finden, und das Entoderma etwas unter den Rand des chordaähnlichen Gebildes zu treten scheint. Noch deutlicher sah ich diese Verhältnisse bei einem anderen Schnitte desselben Embryo, von dem ich der Wichtigkeit der Sache wegen die Mitte in der Fig. 190 darstelle. Hier grenzte sogar das chordaähnliche Gebilde sehr deutlich an das mittlere Keimblatt und

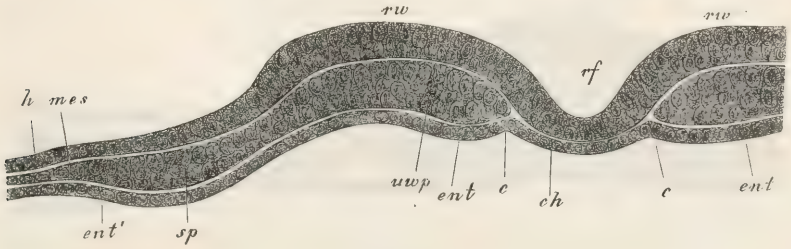


Fig. 189.

erschien viel bestimmter als ein selbständiger Theil dieses Blattes. Auffallend war jedoch in beiden Fällen, dass unter der vermeintlichen Chorda auch bei starken Vergrösserungen kein Entoderma wahrzunehmen war. Es blieb daher nur die Möglichkeit, dass dasselbe hier entweder wegen grosser Zartheit nicht sichtbar sei oder fehle, und liess sich somit auf keinen Fall aus den betreffenden Schnitten eine volle Gewissheit über die Entstehung der Chorda gewinnen.

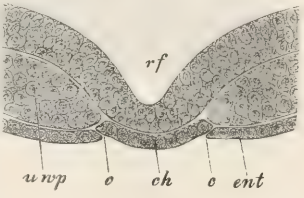


Fig. 190.

Wichtiger war eine andere Untersuchungsreihe, bei welcher das hintere Ende älterer Embryonen mit Urwirbeln untersucht wurde, die vorn in der Urwirbelgegend schon eine unzweifelhafte Chorda besassen (Fig. 191). Hier zeigte sich ausnahmslos und ganz bestimmt, dass die Medullarplatte und die Chorda hinten schliesslich in eine dicke Axenplatte oder einen Endwulst ausliefen, Endwulst der Axengebilde,

Fig. 189. Querschnitt durch die Anlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, mit Primitivstreifen und Rückenfurche, ohne Urwirbel (bez. Nr. VII 15). Vergr. 250mal. *ch* Chordaähnliche Bildung; *ent* Entoderma; *c* Gegend, wo das Entoderma die Chorda unterlagert; *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *uwp* Urwirbelplatten; *mes* mittleres Keimblatt der *Area pellucida*; *ent'* dickes Entoderma im Fruchthofe; *sp* Verdickung des Mesoderma, die später zu den Seitenplatten wird.

Fig. 190. Querschnitt durch die Mitte der Anlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden (bez. Nr. VII 13). Buchstaben wie vorhin.

gerade wie diess auch beim Hühnchen sich findet, während das Entoderma scharf geschieden unter der Axenplatte weiter lief. Es konnte somit nicht bezweifelt werden, dass wenigstens die einmal angelegte Chorda hinten im mittleren Keimblatte ausläuft und aus demselben das Material zu ihrer Verlängerung nach hinten bezieht.

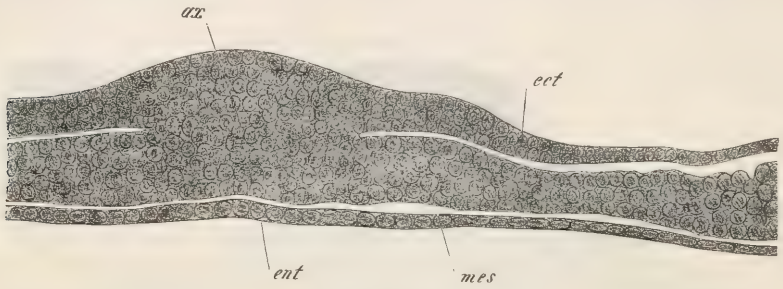


Fig. 191.

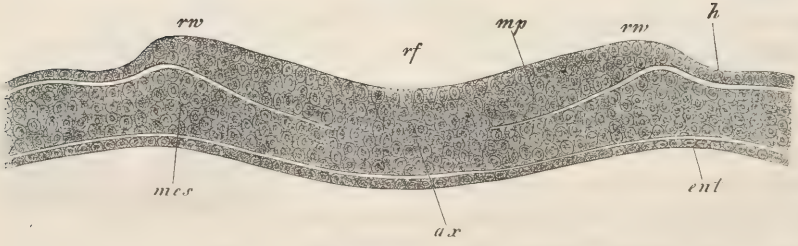


Fig. 192.

Ganz entscheidende Resultate ergab schliesslich die Untersuchung des in den Figg. 169 und 170 dargestellten Embryo mit 7 Urwirbeln und noch getrennten Herzhälften, welcher behufs der Ermittlung der Entwicklung der Chorda in seiner ganzen Länge in 44 Querschnitte zerlegt wurde und im Folgenden genauer geschildert werden soll.

Ich beginne mit der Schilderung des Schnittes 37 von vorn, welcher eine Gegend darstellt, in der die Medullarplatte *mp* angelegt und die

Fig. 191. Querschnitt durch den Endwulst eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, mit schönen Urwirbeln (bez. Nr. XX). Vergr. 305mal. *ax* Axenplatte; *ent* Entoderma; *mes* Mesoderma; *ect* Ectoderma.

Fig. 192. Querschnitt durch den hintersten Theil der Rückenfurche des Embryo der Fig. 169. Vergr. 208mal. *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *mp* Medullarplatte; *ax* Axenplatte oder Primitivstreifen; *mes* Mesoderma; *h* Hornblatt; *ent* Entoderma.

Rückenfurche *rf* gebildet, dagegen die erstere in der Mitte noch nicht vom mittleren Keimblatte abgegliedert ist (Fig. 192). Somit besteht in dieser Gegend noch ein Rest der ursprünglichen Vereinigung des Ectoderma und Mesoderma oder der Axenplatte (des Primitivstreifens). Das Entoderma ist dagegen an diesem Schnitte überall gut gesondert. Weiter rückwärts findet sich noch an zwei Schnitten eine Andeutung der Rückenfurche und der Medullarplatte, d. h. einer dickeren Lage des Ectoderma, worauf dann drei Schnitte mit einfacher Axenplatte und Primitivrinne folgen und am Schnitte 43 jede Spur einer Embryonalanlage sich verliert. An allen diesen hinteren Schnitten findet sich in geringer Entfernung (0,25—0,30 mm) von der Axenplatte oder dem Primitivstreifen das mittlere Keimblatt verdickt und in eine Hautplatte und Darmfaserplatte gespalten, an welchen das bemerkenswerth ist, dass die Hautplatte ohne Ausnahme um das Doppelte bis Dreifache und mehr dicker ist. Ferner war im Ectoderma im Bereiche des Fruchthofes der oben beschriebene Wulst sehr ausgeprägt und am Entoderma die ebenfalls geschilderte peripherische Verdickung.

Weiter vorn zeigte der Schnitt 36 noch dieselben Verhältnisse, wie sie die Fig. 192 darstellt, wogegen im Schnitte 35 eine deutliche Chorda erschien, in der Form wie die Fig. 193 bei kleinerer Vergrösserung sie darstellt. Leider verunglückte dieser Schnitt, nachdem er bei kleinerer Vergrösserung gezeichnet war und vermag ich über die Grösse der einzelnen Theile desselben nichts anzugeben. Dagegen habe ich die Hauptsache, auf die es bei demselben ankam, genau untersucht und kann mit Bestimmtheit angeben, dass die Chorda dem mittleren Keimblatte angehörte, und dass eine zusammenhängende Lage des Entoderma unter derselben durchging.

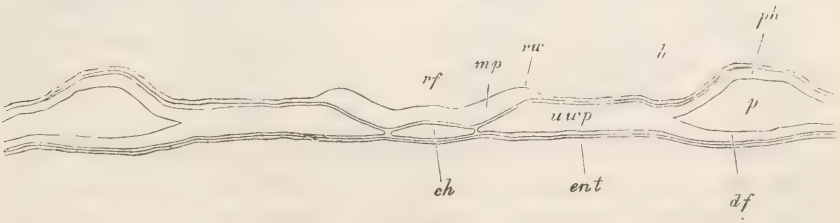


Fig. 193.

Um so genauer wurden die nächstfolgenden Schnitte 34 und 33 geprüft, welche die Verhältnisse der Chorda klar erkennen lassen.

Fig. 193. Querschnitt des Embryo der Fig. 192 durch die Stelle, wo die Chorda zuerst auftritt. Vergr. 90mal. Buchstaben wie vorhin, ausserdem *ch* Chorda; *df* Darmfaserplatte; *hp* Hautplatte; *p* Peritonealhöhle; *uwp* Urwirbelplatten.

Das Auffallende an denselben ist die Verbreiterung der Chorda, die auch schon in der Fig. 193 zu erkennen war, die soweit ging, dass das Organ bei 0,125 und 0,133 mm Breite nur 11—15 μ Dicke in maximo besass. Sehr eigenthümlich war ferner die Verdünnung des Entoderma unterhalb der Chorda, die schon in der Fig. 194 hervortritt und bei der Fig. 195 so weit geht, dass das Entoderma unter der Mitte der Chorda nur noch durch eine feine Linie bezeichnet wird und hier keine Kerne mehr erkennen lässt, während dieselben unterhalb der dickeren Randtheile der Chorda noch vorhanden sind.

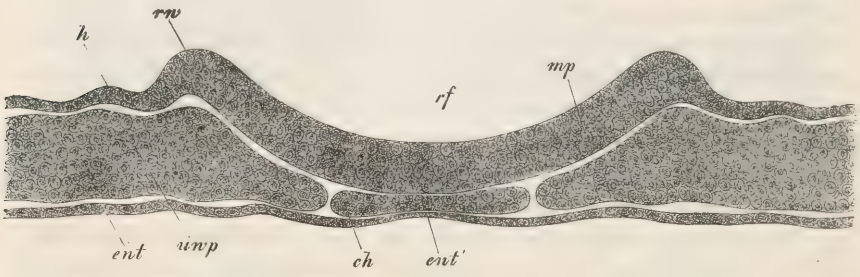


Fig. 194.

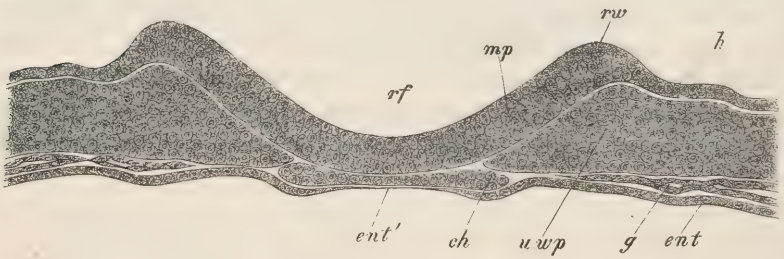


Fig. 195.

Diese Verdünnung des Entoderma an der angegebenen Stelle nimmt nun nach vorn immer mehr zu, und gebe ich zum Belege derselben und der Verhältnisse der Chorda weiter vorn noch zwei Figuren und zwar die Schnitte 28 und 29 von vorn, von denen ich jedoch besonders hervorhebe, dass der Eine bei stärkerer Vergrösserung ge-

Fig. 194. Querschnitt durch denselben Embryo. Schnitt Nr. 34. Vergr. 208mal.

Fig. 195. Querschnitt Nr. 33 desselben Embryo. Vergr. 233mal. Buchstaben wie in den Figg. 192 und 193. Ausserdem *ent'* Verdünnung des Entoderma unter der Chorda; *g* Gefässe, letzte Enden der Aorten.

zeichnet ist, als die früheren. Der Schnitt 28 (Fig. 196) ist nahe an der Urwirbelgegend angelegt, und zeigt eine Chorda von 0,148 mm Breite bei 7—11 μ Dicke, unter welcher das Entoderma nur an ihrem äussersten Rande mit messbarer Dicke nachzuweisen war, im Uebrigen nur als ganz feine Linie auftrat, an der keine weitere Structur zu erkennen war. Eher noch weniger entwickelt war das Entoderma unter der Chorda an dem Schnitte 24, der auf den letzten Urwirbel fällt und maass hier die Chorda 0,152 mm in der Breite.

In dieser Weise erhielten sich nun die Verhältnisse in der ganzen Urwirbelgegend, nur wurde die Chorda nach vorn immer schmäler,

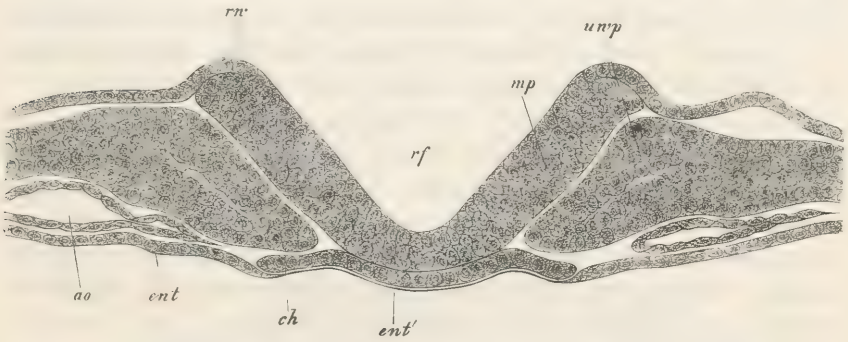


Fig. 196.

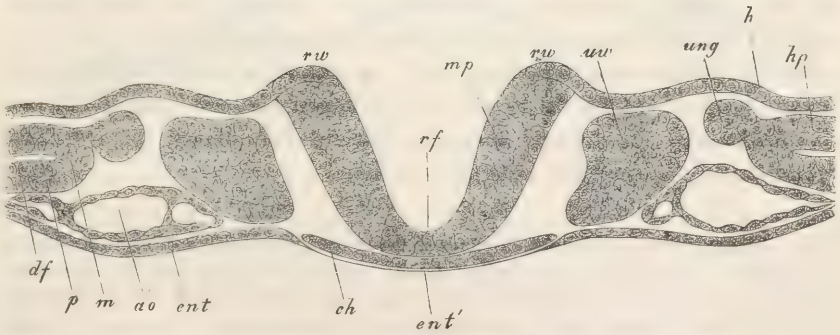


Fig. 197.

Fig. 196. Querschnitt durch den Kaninchenembryo der Figg. 192—195 nahe am letzten Urwirbel. Vergr. 283mal. Buchstaben wie dort, ausserdem *ao Aorta descendens.*

Fig. 197. Querschnitt durch denselben Kaninchenembryo am letzten Urwirbel. Vergr. 222mal. Buchstaben wie früher, ausserdem *ao* Aorten; *ung* Anlage des Urnierenganges; *uw* Urwirbel; *m* Mittelplatte.

ging schon beim zweitletzten Urwirbel auf 0,126 mm, und dann noch weiter herab, so dass sie beim vordersten Urwirbel nur noch 49 μ in der Breite und 7 μ in der Dicke maass. Das Entoderma war nicht an allen Schnitten mit Bestimmtheit unter der Chorda durch zu erkennen; wo es deutlich war, erschien es zum Theil als feine Linie ohne Kernandeutungen, zum Theil mit solchen, und möchte daher angenommen werden dürfen, dass die Chorda an der unteren Seite doch nirgends frei lag.

In der Region vor den Urwirbeln am Kopfe war die Chorda auch noch da, jedoch an meinen Präparaten lange nicht so bestimmt ausgeprägt, wie weiter hinten. Der vorderste Schnitt, an dem ich sie hier noch fand, entspricht der hintersten Gegend, in welcher der Vorderdarm schon zu war, und betrug ihre Breite hier 41 μ. Auch am Kopfe war stets noch eine feine Entodermalage unter der Chorda da.

Allem Gesagten zufolge, darf somit wohl angenommen werden, dass auch beim Kaninchen die Chorda aus dem mittleren Keimblatte hervorgeht und auf Kosten des mittleren Blattes sich nach hinten verlängert, doch muss zugegeben werden, dass ihr erstes Auftreten sehr eigenartig ist, und dass ihre grosse Breite bei geringer Dicke und die geringe Entwicklung, oder besser gesagt Verdünnung des Entoderma unter ihr zu dem Anscheine Veranlassung geben kann, als ob dieselbe ein Theil des Entoderma sei und aus demselben hervorgehe.

Die neben der Chorda sonst noch auftretenden Primitivorgane, die Medullarplatte, Urwirbel und Seitenplatten stimmen in allen wesentlichen Verhältnissen mit denen des Hühnchens so sehr überein, dass eine specielle Schilderung derselben wohl unterbleiben kann. Ich verweise daher einfach auf die in diesem § gegebenen Figuren, aus denen sowohl die erste Entstehung derselben als ein Theil ihrer späteren Umwandlungen hinreichend klar hervorgehen.

Anm. Wie leicht eine Täuschung über die erste Entwicklung der Chorda möglich ist, habe ich an mir selbst erlebt, indem ich lange Zeit der Annahme huldigte, die Hensen aufgestellt hatte, und erst durch eine Reihe mühevoller Untersuchungen dazu kam, die wirklichen Verhältnisse zu erkennen. (Siehe meine Mittheilung über die erste Entwicklung des Säugethierembryo in den Verh. d. phys.-med. Gesellsch. v. Würzburg Bd. IX S. 3. und 4. Zusatz.)

§ 24.

Spätere Gestaltungen der Embryonen im innern Baue, Urniere, Allantois, Herz, höhere Sinnesorgane.

A. Der Rumpf.

Mittlere Rumpfgegend.

Bei Betrachtung dieser Körpergegend gehe ich in erster Linie von der mittleren Rumpfgegend und von der Fig. 198 aus, die auch im vorigen § als Anhaltspunkt für die Deutung der früheren Zustände gewählt wurde. Diese Figur zeigt einen in der Mitte noch fast ganz flachen Embryo, bei dem alle Primitiv-Organe: Chorda, Urwirbel, Seitenplatten, Medullarrohr, Hornblatt, Darmdrüsenblatt, ferner der Wolff'sche Gang und die *Aortae descendentes* gut ausgeprägt sind, und stammt von einem Embryo, bei dem die Herzen vereinigt und die

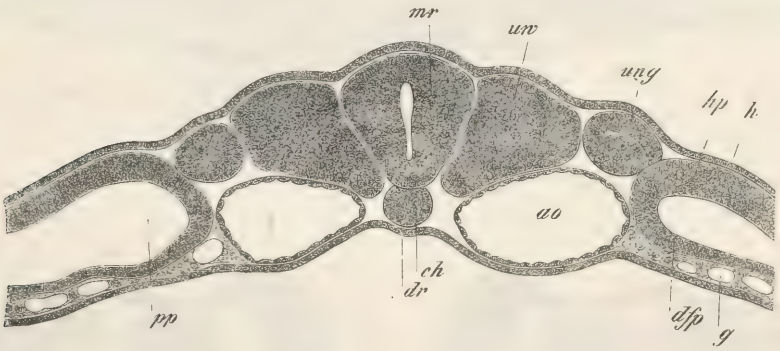


Fig. 198.

Rückenfurche mit Ausnahme der hintersten Körpergegend überall geschlossen war. Wie wir schon andeuteten, zeigt ein solcher Querschnitt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse, wie die entsprechenden Querschnitte von Hühnerembryonen und ist auch in derselben Weise aus den früheren Stadien abzuleiten, wie eine Vergleichung mit den

Fig. 198. Querschnitt durch die mittlere Rumpfgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. Vergr. 158mal. *dd* Darmdrüsenblatt (Entoderma); *dr* Darmrinne; *ch* Chorda; *ao Aortae descendentes*; *uw* Urwirbel mit Höhle; *mr* Medullarrohr; *ung* Urnierengang; *dfp* Darmfaserplatte; *g* Gefässe in den tieferen Theilen dieser Platte; *hp* Hautplatte; *h* Hornblatt; *p* Peritonealhöhle.

Figg. 199 und 200 zur Genüge darthut. Hervorzuheben ist nur folgendes.

Erstens ist bei Kaninchenembryonen die Hautplatte im Bereiche des Embryo stets auffallend verdickt und endet in der mittleren Rumpfgegend mit einem starken Wulste oder Absatze gegen das Amnion, mag letzteres nun schon geschlossen sein oder nicht. In diesem Wulste, den ich den Randwulst der Hautplatte nennen will, liegt jederseits das abführende Gefäss der Allantois, die *Vena umbilicalis*, mit Bezug auf welche Verhältnisse ich auf die von älteren Embryonen stammenden Figg. 201 und 202 verweise.

Randwulst der Hautplatte.

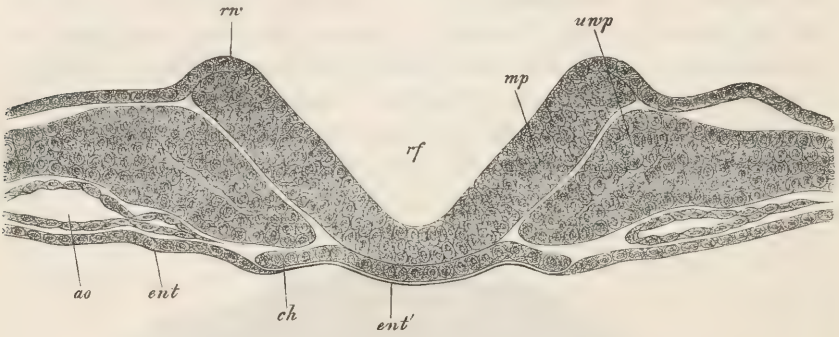


Fig. 199.

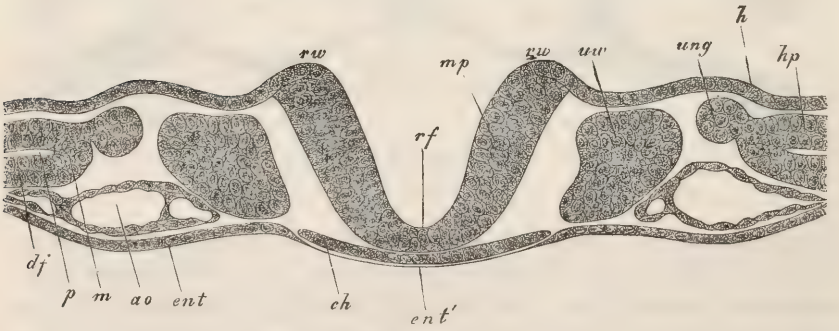


Fig. 200.

Fig. 199. Querschnitt durch den Kaninchenembryo der Figg. 192—195, nahe am letzten Urwirbel. Vergr. 283mal. Buchstaben wie in den Figg. 192, 193, ausserdem *ao Aorta descendens.*

Fig. 200. Querschnitt durch denselben Kaninchenembryo am letzten Urwirbel. Vergr. 222mal. Buchstaben wie in den Figg. 192, 193, ausserdem *ao* Aorten; *ung* Anlage des Urnierenganges; *uw* Urwirbel; *m* Mittelplatte.

Zweitens die *Chorda dorsalis* anlangend, ist zu bemerken, dass dieselbe bei Embryonen, wie derjenige von dem die Fig. 198 stammt, an den meisten Schnitten nicht rund, sondern eigenthümlich dreieckig oder von der Form eines abgestutzten Kegels erscheint, so dass sie mit breiter Basis dem Entoderma aufruht und den spitzeren Theil dem Medullarrohre zuwendet. Möglicherweise ist diese Gestalt eine Uebergangsform zwischen der früheren bandförmigen und der späteren cylindrischen, doch muss ins Auge gefasst werden, dass dieselbe ein Kunsterzeugniss, bewirkt durch das angewendete Erhärtungsmittel, die Ueberosmiumsäure, sein könnte. Als Kunstproducte glaube ich auf jeden Fall die seitlich zusammengedrückten Rückensaiten ansehen zu müssen, die die Figg. 201, 202 und andere zeigen.

Ebenso wie das Stadium der Fig. 198 in seiner Entstehung mit den Verhältnissen beim Hühnchen übereinstimmt, so auch in seinen weiteren Umwandlungen und zeigt die Fig. 201 von einem 10 Tage alten

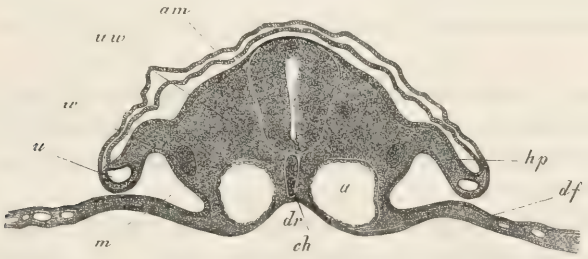


Fig. 201.

Fötus, wie der flache Kaninchenembryo im Laufe der Entwicklung in seinen Axentheilen an Masse zunimmt und zugleich mit den Seitentheilen nach der Ventralseite sich krümmt, und auch der Darm rinnenförmig sich gestaltet. Eine Vergleichung dieser Figur mit den Figg. 88, 109, 117 vom Hühnchen macht jede weitere Schilderung überflüssig.

Ein weiteres Stadium desselben Embryo ist in der Fig. 202 dargestellt, welche einen Schnitt dicht hinter der vorderen Darmpforte wiedergiebt. Derselbe zeigt die tiefe Darmrinne *dr*, die spätere vordere Darmwand bei *df'* und die seitliche Leibeswand bei *hp* mit der *Vena umbilicalis u* in dem Randwulste der Hautplatte. Dieser Rand-

Fig. 201. Querschnitt durch den mittleren Rumpftheil eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Verg. 81mal. *am* Amnion; *ch* Chorda; *uw* Urwirbel; *hp* Hautplatte, *df* Darmfaserplatte; *m* Mittelplatte; *w* Wolff'scher Gang; *u Vena umbilicalis*, im Randwulste der Hautplatte gelegen. Medianwärts davon die Bauchhöhle; *a* Aorta; *dr* Darmrinne.

wulst ist auch mit der Darmfaserplatte *df* des Blastoderma verschmolzen, wodurch die Peritonealhöhle *p* in dieser Gegend zu einer ganz geschlossenen Höhle wird, während sie weiter hinten (Fig. 201) einfach durch

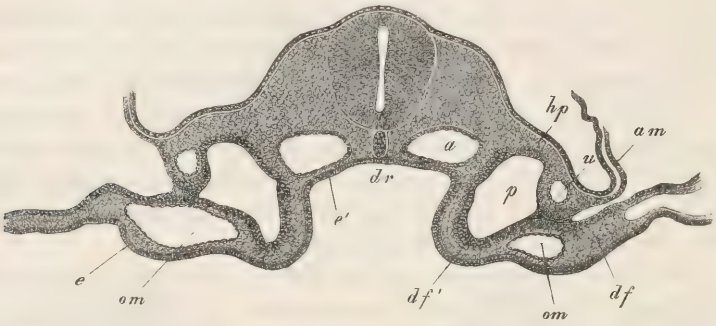


Fig. 202.

die Aneinanderlagerung der Hautplatte und Darmfaserplatte verlegt wird.

Bei noch vorgerückteren Embryonen, wie sie zum Theil schon am 10., sicherer am 11. Tage der Trächtigkeit gefunden werden, sind die wesentlichsten gegen früher eingetretenen Veränderungen am mittleren Rumpftheile folgende:

Vor allem bilden sich die Axengebilde in der Art weiter aus, dass einmal die Urwirbel in eine Muskelplatte und in den eigentlichen Urwirbel zerfallen. Letzterer umwächst dann nach und nach die Chorda von beiden Seiten her und sendet auch Verlängerungen nach oben, die das Rückenmark umhüllen (*Membrana reuniens superior*). Schon am 10. Tage fand ich bei dem Embryo der Fig. 175 in der Gegend der vorderen Extremitäten die Chorda ganz von den Urwirbeln umschlossen, und die Anlagen der Wirbelsäule gebildet, deren Dicke jedoch, vom Medullarrohre bis zur hinteren Wand der Aorta gemessen, nicht mehr als 53 μ betrug, während die Chorda selbst 53 μ breit und 69 μ dick war. Um so grösser war die seitliche Masse der eigentlichen Urwirbel, die von der Chorda bis zur Muskelplatte gemessen 0,3 mm betrug und die Höhe des Rückens, die von der Chorda bis zur dorsalen Mittellinie fast 0,38 mm maass, was vor allem auf Rechnung des sehr entwickelten

Fig. 202. Querschnitt durch den Rumpf des Embryo der Fig. 201, dicht hinter der vorderen Darmpforte. Vergr. 81mal. Buchstaben wie bei Fig. 201. Ausserdem *df'* Darmfaserplatte der späteren vorderen Wand des Vorderdarmes; *e'* Epithel des Vorderdarmes; *e* Entoderma; *om Vena omphalo-mesenterica.*

(0,35 mm hohen, 0,22 mm breiten) Rückenmarkes kam. Die Ausläufer der Urwirbel nach oben waren bis zum Rücken herauf dick, mit Ausnahme der dorsalen Mittellinie, an welcher das Mark nur von dem sehr dünnen Hornblatte und einer ebenso dünnen Schicht des Mesoderma bedeckt war. Gut entwickelt war die Muskelplatte, die übrigens auch bei jüngeren Embryonen schon gefunden wurde und zog sich dieselbe deutlich eine Strecke weit in die Extremitätenanlage hinein. Einwärts von dieser erkannte man in gewissen Schnitten auch bestimmt die Anlage der Spinalganglien in Gestalt einer länglichrunden neben dem Marke gelegenen Masse an jeder Seite, von der aus ein spitzer Ausläufer, die hintere Nervenwurzel, zum dorsalen Theile des Markes ging. Von einer vorderen Nervenwurzel war dagegen nichts wahrzunehmen.

Die Extremitätenanlagen waren so beschaffen wie junge Anlagen hinterer Extremitäten des Hühnchens (Fig. 137) und auch ebenso gelagert. Abgesehen von der wenig weit in sie hineinreichenden Muskelplatte bestanden dieselben aus einem mächtigen Kerne von gleichmässigen rundlichen Zellen, die durch eine zarte Membran (Hensen's *Membrana prima?*) gegen das bekleidende Hornblatt sich abgrenzten. Von diesem ist nur zu bemerken, dass dasselbe an der freien Spitze der Extremität gerade wie beim Hühnchen eine Verdickung zeigte, deren Dicke ich bei dem Embryo, von dem ich handle, zu 22 μ bestimmte.

Von den Gebilden der ventralen Seite fällt besonders die grosse (0,22—0,26 mm breite) nun einfache *Aorta descendens* in die Augen, dann die starken Urogenitalwülste an der hinteren Bauchwand mit den Urnierenanlagen und der *Vena cardinalis*, endlich der geschlossene Darm mit einem kurzen dicken Gekröse und einer mächtigen Arterie und einer ebensolchen Vene in den vorderen Theilen seiner Faserwand (*Art.* und *Vena omphalo-mesenterica*). Ausserdem fanden sich an der Umbiegungsstelle der seitlichen Leibeswand in die vordere Bauchwand zwei Nabelvenen, die stärker waren, als die *Vena omphalo-mesenterica*.

Alles zusammengenommen, zeigt der mittlere Rumpftheil von Kaninchenembryonen des angegebenen Alters im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie das Hühnchen und ergiebt sich, dass die bleibenden Theile in derselben Weise aus den Primitivorganen sich anlegen, wie dort.

Hintere Rumpfgegend.

Ich wende mich nun zur hinteren Rumpfgegend und bespreche zuerst einen Querschnitt aus der Gegend der hinteren Darmpforte von einem 9 Tage alten Embryo. Solche Schnitte (Fig. 203) weichen ganz erheblich von den entsprechenden des Hühnchens ab und ist vor Allem bemerkenswerth die eigenthümliche Stellung der seit-

lichen Leibeswände oder der Hautplatten *ph* und die Beschaffenheit des Amnion, dessen Darmfaserplatte an den an die Leibeswand angrenzenden Theilen von mächtiger Dicke ist. Dickwandig und reichlich mit Gefässen versehen ist auch die vordere Wand (*df'*) des Enddarmes *e*, während derselbe hinten einer besonderen Wand entbehrt und sein Epithel, das Entoderma (*e*), unmittelbar an die Enden der *Aortae descendentes* (*a*), die Urwirbel (*u w*) und die Chorda (*ch*) angrenzt. Von Urnieren und Urnierengängen war nichts zu sehen, doch sind die letzteren in vorderen Schnitten dieses Embryo vorhanden und vielleicht auch die Anlagen der ersteren da.

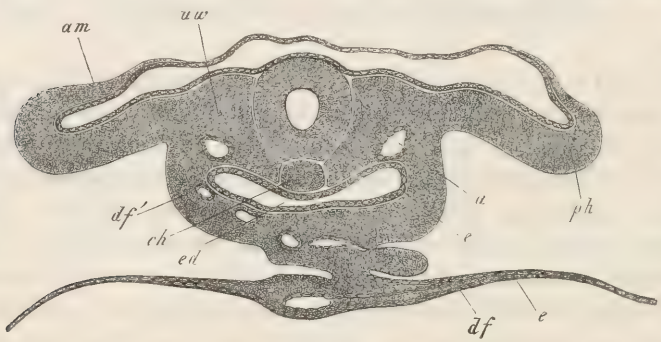


Fig. 203.

Allantois.

Von demselben Embryo, und nur drei Schnitte weiter rückwärts, stammt der Querschnitt Fig. 204, der als wichtigstes Novum einen frühen Zustand der Allantois zeigt, in welchem dieselbe, wie aus den folgenden Längsschnitten Figg. 205 und 206 hervorgeht, einen dicken Wulst am hintersten Ende des Embryo darstellt. Diese Allantoisanlage ist, wie schon das Flächenbild Fig. 173 gelehrt hat, in einem frühen Stadium doppelt, wenigstens am vorderen Ende in zwei Höcker auslaufend, und diese zeigt auch der Querschnitt ganz deutlich bei *a w*, *a w*. Bemerkenswerth ist ferner an dieser Figur die noch grössere Dicke der Hautplatte des Amnion gegenüber der Fig. 203 und dann vor Allem der Zustand der Axengebilde. Einmal ist das Medullarrohr hier noch offen, oder der primitive Zustand der Rückenfurche da, und zweitens findet sich auch keine

Fig. 203. Querschnitt durch die hintere Darmpforte eines Kaninchenembryo von 9 Tagen (bez. VIII). Vergr. 115mal. *uw* Urwirbel; *am* Amnion; *ph* Hautplatte der seitlichen Leibeswand; *ed* Enddarm; *e* Entoderma desselben; *df'* Darmfaserplatte der vorderen Wand des Enddarmes, mit Gefässlücken; *a* Aorta; *df* Darmfaserplatte des Blastoderma; *e'* Entoderma desselben; *ch* Chorda.

Chorda mehr, und an der Stelle derselben eine Zellenmasse, die einerseits mit den Theilen zusammenhängt, die weiter vorn die Urwirbel darstellen, andererseits aber auch ohne Grenze in die tieferen Zellen der Medullarplatte übergeht. Somit ist hier beim Kaninchenembryo ein ähnlicher Zustand vorhanden, wie er in früheren Zeiten bei der Axenplatte oder dem Primitivstreifen sich findet (siehe oben Fig. 186), oder noch genauer angegeben dasselbe Verhältniss, das der Endwulst beim Hühnchen und Kaninchen zeigt (Fig. 191), in dem ebenfalls die Chorda, Medullar-

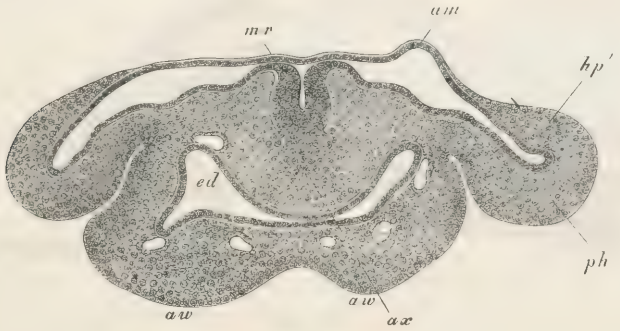


Fig. 204.

platte und Urwirbelplatten in Eine Zellenmasse sich vereinen. Genau dieselben Verhältnisse wie in dieser Figur 204 habe ich bei allen Kaninchenembryonen zwischen dem 9. und 11. Tage gefunden und lege ich, wie oben schon angedeutet wurde, auf diesen Befund grosses Gewicht, indem aus demselben eine grosse Stütze für die Annahme erwächst, dass die Chorda auch des Kaninchens aus dem mittleren Keimblatte hervorgeht.

Sehr wichtige Aufschlüsse über die Allantois des Kaninchens geben Längsschnitte, wie sie die Figg. 205 und 206 darstellen. Fig. 205 zeigt, dass die Allantois in erster Linie eine Wucherung des hintersten Theiles der Parietalzone des Embryo ist, nahe an der Stelle, wo dieselbe, von der Stammzone ausgehend, den Umschlagsrand zu bilden beginnt, der zur Entstehung des Enddarmes und der vorderen Beckenwand führt. Diese Wucherung ist so gelagert, dass anfänglich die hintere Amnionfalte von ihr ausgeht, im weiteren Verlaufe jedoch rückt

Fig. 204. Querschnitt durch den vorderen Theil der Allantoisanlage des Embryo der Fig. 203. Vergr. 115mal. Buchstaben wie dort. Ausserdem: *aw* Allantoiswülste; *mr* offenes Medullarrohr; *ax* Axenplatte; *hp'* dicke Hautplatte am Ausgangspuncte des Amnion.

die Allantoisanlage mehr und mehr auf die vordere Beckenwand über, von welchem Vorgange die Fig. 206 ein Zwischenstadium zeigt. Die ganze Allantoisanlage ist eine Wucherung des Mesoderma in einer Gegend, wo die Hautplatte der Parietalhöhle am hinteren Ende des Embryo an die Darmfaserplatte angrenzt, und liesse sich somit auch der Mittelplatte am hinteren Ende des Embryo zurechnen, von welchen Verhältnissen, wenigstens was die primitiven Zustände angeht, die beim Hühnchen gegebene Fig. 118 eine gute Vorstellung giebt.

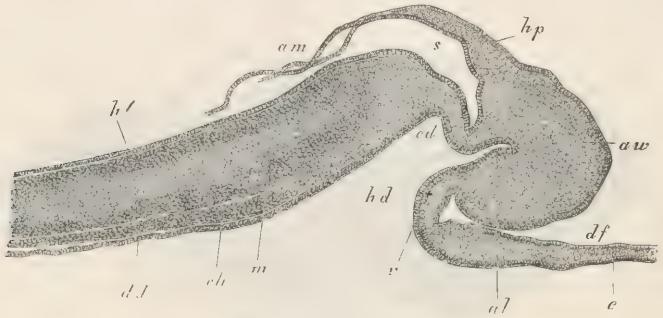


Fig. 205.

Der eben angelegte Allantoiswulst *aw* enthält im Innern eine kleine Ausstülpung des Enddarmes *al* und besteht durch und durch aus Zellen, wie sie das Mesoderma characterisiren, d. h. theils rundlichen, theils sternförmigen Elementen, zwischen denen sehr früh zahlreiche Gefässe auftreten, die bald dem ganzen Wulst einen entschieden schwammigen Character verleihen.

Wie die Allantoishöhle und der Allantoiswulst, die anfänglich ganz nach hinten stehen, nach und nach an die ventrale Seite der hinteren Leibeswand zu liegen kommen, zeigt deutlich die Fig. 206 und ergiebt sich zugleich, dass in dieser Beziehung die Verhältnisse beim Kaninchen ebenso sind, wie beim Hühnchen.

Ich füge nun noch einige Maasse bei, die sich auf die mitgetheilten Figuren beziehen.

Die Dicke des Allantoiswulstes in der Fig. 204 beträgt an der dick-

Fig. 205. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 76mal. *ed* Enddarm; *hd* hintere Darmpforte; *al* Allantoishöhle; *aw* Allantoiswulst; *dd* Darmdrüsenblatt des Mitteldarmes; *ch* Chorda, in das mittlere Keimblatt auslaufend; *m* Medullarrohr, nach hinten auslaufend; *h* Hornblatt; *s* Schwanzende des Embryo; *hp* Hautplatte des Amnion *am*; *v* vordere Wand des Enddarmes, Umbiegungsstelle in das Blastoderma, das aus der Darmfaserplatte *df* und dem Entoderma *e* besteht.

sten Stelle 0,11—0,12 mm, und die dickste Stelle der Hautplatte des Amnion 76 μ. In der Fig. 205 misst die grösste Länge des Allantoiswulstes von der Ausgangsstelle der Amnionfalte an gemessen, 0,25 mm und seine grösste Höhe 0,285, während in der Fig. 206 dieselben Zahlen 0,268 und 0,41 betragen. Der Enddarm ist in diesem Stadium 0,14 mm und die Allantoishöhle 83 μ lang, wogegen in dem jüngeren Stadium (Fig. 205) die Allantoishöhle 0,114 mm und der Enddarm 49 μ betrug.

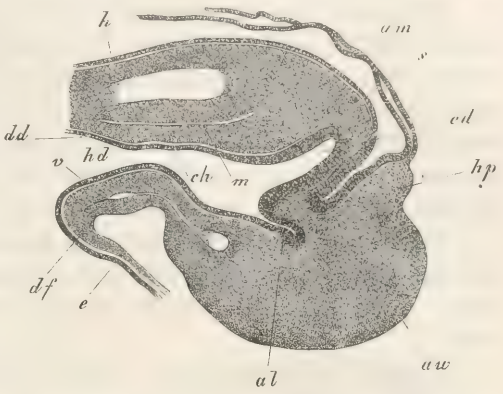


Fig. 206.

Die Urnieren des Kaninchens habe ich bis jetzt noch nicht zum Gegenstande specieller Studien gemacht. Eine frühe Form derselben ist durch die Untersuchungen von Bischoff vom Kaninchen (Kaninchenei Fig. 70) und vom Hunde (Hundeei Figg. 39 *B* und 42 *C*) bekannt geworden, doch meldet dieser Forscher Nichts über ihre allererste Entstehung. Nach meinen bisherigen Ermittelungen entstehen die Urnieren wie beim Hühnchen aus den Mittelplatten und habe ich bei zwei Embryonen vom 10. Tage ihre erste Entwicklung verfolgt. Bei beiden traten dieselben als kolbenförmige Wucherungen der Mittelplatten in der Richtung gegen den Urwirbel auf, welche den oben beschriebenen vom Hühnchen sehr ähnlich sahen; doch war es mir bisher unmöglich eine Höhlung in diesen Urnierensprossen zu erkennen, obschon da, wo sie an der Mittelplatte festsassen, an der Seite der Peritonealhöhle eine kleine Einbiegung an einigen Schnitten wahrgenommen wurde. Die Länge dieser Urnierensprossen an Osmiumpraeparaten betrug ungefähr 50 μ und ihre Dicke 23 μ, während der Urnierengang 26—38 μ maass. In Betreff der weiteren Umgestaltungen dieser Anlagen kann ich nur soviel sagen, dass dieselben offenbar nur kurze Zeit mit den Mittelplatten in Verbindung bleiben, da die nämlichen Embryonen, an welchen die Anlagen des Wolff'schen Körpers an hinteren Schnitten sichtbar sind, weiter vorn diese Körper von den Mittelplatten getrennt

Urnieren.

Fig. 206. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 78mal. Buchstaben wie in Fig. 205.

und auch schon in Verbindung mit den Wolff'schen Gängen zeigen, während zugleich angrenzende Gefässe (*Vena cardinalis?*) deutlicher und grösser werden.

Diesem zufolge sind Semper'sche Trichter als erste Anlagen der Urnieren allerdings für einmal beim Kaninchen nicht nachzuweisen gewesen, wenn man sich jedoch erinnert, wie schwer schon beim Hühnchen die Beobachtung dieser Primitivorgane ist und ferner erwägt, dass unsere Erhärtungsmittel doch sicher bedeutende Schrumpfungen der Gewebe veranlassen, so möchte es doch für einmal gerathen erscheinen, in dieser Angelegenheit das letzte Wort zu vertagen.

Von der hinteren Rumpfgegend älterer Embryonen erwähne ich nur das Verhalten zur Zeit des Hervorsprossens der hinteren Extremitäten, indem ich wiederum den Embryo der Fig. 175 als Paradigma nehme.

Chorda, Rückenmark und Urwirbel zeigen in der Gegend der hinteren Extremitäten wesentlich dieselben Verhältnisse wie weiter vorn, nur besitzen die Urwirbel noch eine deutliche Höhle und ist das Mark kleiner (0,26 mm hoch). Die Muskelplatte ist vorhanden, setzt sich aber noch nicht in die Extremitätenanlage fort, welche im Allgemeinen dieselbe Form und Lagerung besitzt, wie die vordern Gliedmaassen, nur dass sie kleiner ist, und weil der Rücken hier nicht so vorspringt, wie weiter vorn, mehr dorsalwärts zu liegen scheint. Im Uebrigen ist der Bau derselbe wie vorn und fehlt auch die Hornblattverdickung nicht. Die Bauchhöhle ist eine enge, stark halbmondförmig gekrümmte Spalte und wird ähnlich wie beim Hühnchen (Fig. 137) von einer im Querschnitte fast kreisförmigen Masse eingenommen, die hinten an die ganze Breite der Axengebilde angrenzt, ohne von ihnen scharf geschieden zu sein. Diese Masse enthält innerhalb einer Umhüllung des Mesoderma, die als vereinigte Darmfaserplatte und Mittelplatte angesehen werden kann, hinten in der Mitte die noch sehr grosse Aorta, die zum Theil einfach ist, zum Theil in die beiden *Arteriae umbilicales* sich spaltet, hinten und seitlich die letzten Enden der Urnieren, und vorn in der Mitte den engen Enddarm. Ausserdem finden sich in der dicken, vorderen Bauchwand die beiden *Venae umbilicales*.

Das letzte Leibesende oder der Schwanz von Kaninchenembryonen von 10 und 11 Tagen enthält in seinem vorderen Theile eine Fortsetzung des Rückenmarks und der Chorda mit deutlichen Urwirbeln, während im hinteren Theile desselben alle diese Organe in eine gemeinsame Zellenmasse zusammenfliessen.

Vordere Rumpfgegend.

Die vordere Rumpfgegend stimmt, solange als das Herz am Kopfe seine Lage hat, ganz mit der mittleren Rumpfgegend überein, ge-

winnt dagegen später, sobald das Herz an den Hals zu liegen kommt, ein eigenthümliches Gepräge. Da es jedoch unzweckmässig erscheint, das Herz an zwei Orten abzuhandeln, so verweise ich auf die in dem folgenden Absatze gegebenen Schilderungen.

B. Der Kopf.

Kopf.

Bei jüngeren Embryonen des Kaninchens erhält der Kopf ein ganz besonderes Gepräge durch die eigenthümliche Lagerung des Herzens, d. h. durch seine Entstehung aus zwei getrennten, weit von einander abstehenden Hälften. Was schon am Flächenbilde (S. die Figg. 207, 169 und 171) so sehr auffallend schien, ergiebt sich an Querschnitten noch viel fremdartiger und verweise ich vor Allem auf die Figg. 208 und 209, welche Querschnitte von dem Embryo der Fig. 207 stammen, zur Darlegung dieser Verhältnisse. Die Fig. 208 giebt eine Totalansicht der Herzgegend des Kopfes und zeigt die Stellung der beiden Herzanlagen *h* und *h'* zur mittleren Region, in welcher das Medullarrohr noch weit offen ist, deutlich. Die genaueren Beziehungen der einzelnen Theile zu einander erkennt man jedoch erst aus der Fig. 209. Hier zeigt die Mitte die dicke Medullarplatte *mp* in Gestalt eines weit offenen Halbkanals (*rf*), der Anlage des Gehirns, an welcher die Ränder oder die Rückenwülste (*rw*) dicker sind, als der Boden. Unter der Medullarplatte zeigt das Entoderma scheinbar eine Verdickung *dd*, welche nichts an-

Entwicklung des Herzens.

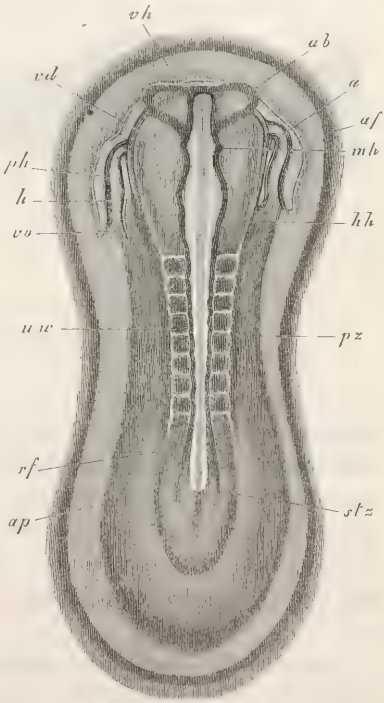


Fig. 207.

Fig. 207. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 24mal. *ap Area pellucida*; *af* vordere Aussenfalte; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *uw* Urwirbel; *hh* Hinterhirn; *mh* Mittelhirn; *vh* Vorderhirn; *ab* Anlage der Augenblasen; *h* Herzkammer; *vo Vena omphalo-mesenterica*; *a* Aortenende des Herzens; *ph* Parietalhöhle oder Halshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte.

deres ist, als die platte Chorda mit dem sehr dünnen, unter ihr gelegenen Darmdrüsenblatte. Seitlich davon und grösstentheils unter der Medullarplatte gelegen, finden sich die Urwirbelplatten des Kopfes, und diese gehen dann ohne Abgrenzung in die Seitenplatten (*sp*) über, welche in ihrem äusseren, ungemein verdickten und abwärts gekrümmten Theile die Herzanlage tragen.

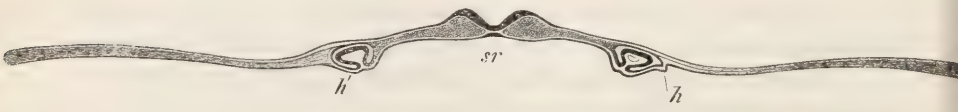


Fig. 208.

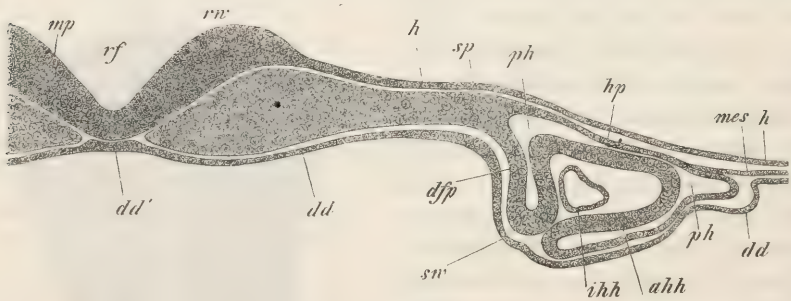


Fig. 209.

Prüft man diese letztere Gegend an einem guten Schnitte genauer, so ergiebt sich folgendes. Erstens findet sich hier innerhalb des Mesoderma eine Spalte (*ph*), die der Parietalhöhle oder Halshöhle des Hühnchens entspricht, welche das Herz umschliesst, mit dem grossen Unterschiede jedoch, dass die Parietalhöhlen des Kaninchens anfänglich weit von einander getrennt sind. Die Begrenzungen dieser Parietalhöhle sind einerseits eine dünne Hautplatte (*hp*) und eine dickere Darm-

Fig. 208. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden, mit den angrenzenden Theilen des Blastoderma. Vergr. 48mal. *hh'* Anlagen des Herzens; *sr* Schlundrinne.

Fig. 209. Ein Theil der vorigen Figur, 152mal vergr. *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *mp* Medullarplatte, Anlage des Gehirns; *h* Hornblatt; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte, sich fortsetzend in die äussere Herzhaut *ahh*; *ihh* innere Herzhaut (Endothelrohr); *ph* Parietalhöhle, die das Herz umschliesst; *mes* mittleres ungetheiltes Keimblatt jenseits der Herzanlage; *dd* Darmdrüsenblatt; *dd'* scheinbare Verdickung des Darmdrüsenblattes aus der Chorda und einem Theil des Entoderma bestehend; *sw* Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes.

faserplatte (*dfp*), von welchen die letztere in eine besondere Beziehung zur Herzanlage oder dem Endothelrohre des Herzens (*ihh* tritt, indem sie eine besondere Hülle für dasselbe, die äussere Herzhaut (*ahh*) erzeugt. Beide diese Theile müssen zusammen als Herzanlage aufgefasst werden, und da die äussere Herzhaut wie durch einen Stiel mit der Darmfaserplatte verbunden ist, so kann man auch sagen, dass jede der beiden Anlagen bereits ein Mesocardium besitze, welches dem *Mesocardium posterius* des Hühnchens entspricht. Mesocardium.

An der lateralen Seite der Parietalhöhle vereinigen sich die Hautplatte und die hier dünnere Darmfaserplatte, und ziehen als ungetheiltes Mesoderma in den Fruchthof, welches jedoch hier sehr dünn ist und erst weiter nach aussen eine etwas grössere Dicke annimmt. Ja in gewissen Fällen wird selbst eine Verbindung der Wände der Parietalhöhle mit dem Mesoderma des Fruchthofes ganz vermisst, ein Punct, auf den später zurückzukommen sein wird.

Noch sei bemerkt, dass an Querschnitten wie den eben beschriebenen, auch die ersten Andeutungen der Bildung des Schlundes wahrnehmbar sind. Wie bereits aus der Fig. 168 zu ersehen war, reicht der Umbiegungsrand an der Ventralseite des Kopfes von Embryonen aus dieser Zeit bis in die Herzgegend, und an Querschnitten erkennt man leicht, dass der Schlund bereits eine gut ausgeprägte Halbrinne bildet (Fig. 208 *sr*), deren tiefster Theil in der Gegend der Herzanlage sich findet. Hier ist auch das Darmdrüsenblatt auffallend verdickt, entsprechend den später am geschlossenen Pharynx wahrzunehmenden Verhältnissen.

Wesentlich in derselben Weise wie in der Fig. 209 stellen sich die Querschnitte in der gesammten Herzgegend dar, nur dass die Tiefe und Gestalt der Rückenfurche und die Breite der Medullarplatte nicht überall dieselben sind und ebenso auch der Durchmesser der Herzanlage in verschiedenen Höhen verschieden ist.

Verfolgt man das Herz an Querschnitten nach hinten, so findet man, dass die Einstülpung der Darmfaserplatte in die Parietalhöhle, welche das Endothelrohr des Herzschlauches umschliesst, immer kleiner wird und endlich verschwindet. Ebenso wird auch die Parietalhöhle zusehends enger und geht endlich in der Gegend der vordersten Urwirbel in eine enge Spalte der Seitenplatte über, die, wie man weiss, der Vorläufer der Bauchhöhle ist. Alle Querschnitte dieser Gegend, welche im Habitus der früher gegebenen Fig. 197 gleichen, lassen diese Spalte deutlich erkennen und lehren ausserdem, dass, sowie die Herzanlage verschwunden ist, auch sofort Gefässe zwischen dem Entoderma und der Darmfaserplatte, ja selbst zwischen jenem und den Urwirbeln

auftreten, welche letzteren unzweifelhaft die Anlagen der Aorten sind. Dieses Auftreten der *Aorta descendens* in der Urwirbelgegend zu einer Zeit, wo am ganzen Kopfe von einem solchen Gefässe keine Spur vorhanden ist, möchte lehren, dass dieses Gefäss wenigstens in seinem hinteren Theile unabhängig vom Herzen sich bildet.

Auch gegen das vordere Kopfende zu verliert sich schliesslich die Herzanlage in ihren beiden Theilen und bleibt zuletzt nur die Parietalhöhle übrig, um dann endlich ebenfalls zu schwinden. Die Figg. 210 und 211 stellen Querschnitte dieser Gegend dar, und gedenke ich zuerst der Fig. 210, weil sie von demselben Embryo stammt, wie die Fig. 209.

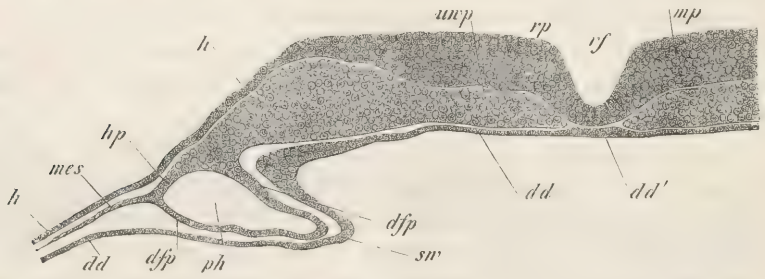


Fig. 210.

Das Auffallendste an diesem Querschnitte ist die grosse Breite der Medullarplatte, die gute Entwicklung der Schlundrinne und die Weite der Parietalhöhle. Ausserdem verdient Beachtung die grosse Zartheit des Mesoderma jenseits dieser Höhle, welches schliesslich sich zu verlieren scheint. Die Fig. 211 stellt ebenfalls einen Schnitt aus der vordersten Kopfgegend von einem etwas jüngeren Embryo dar, an welchem besonders die Gestaltung des Medullarrohres, die Umbiegung seiner Ränder und die Enge der Parietalhöhle beachtenswerth sind. In diesem Schnitte war die Chorda vom Entoderma nicht zu unterscheiden, wahrscheinlich aber doch vorhanden, da sie wenigstens in dem Schnitte der Fig. 210 bei stärkeren Vergrösserungen sich erkennen liess.

Nachdem Herz und Kopf in der beschriebenen Weise angelegt sind, werden dieselben im Laufe des 9. Tages ihrer Vollendung entgegen-

Fig. 210. Querschnitt durch die vorderste Kopfgegend eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 140mal. *rf* Rückenfurche; *rp* Rückenwülste; *mp* Medullarplatte; *h* Hornblatt; *uwp* Urwirbelplatte des Kopfes; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte; *ph* Parietalhöhle; *mes* ungetheiltes Mesoderma jenseits der Höhle; *dd* Darmdrüsenblatt; *dd'* Chorda und Darmdrüsenblatt, scheinbar eine Verdickung des letzteren bildend; *sw* Schlundwulst, d. i. Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes.

geführt. In Betreff des Verschlusses des Medullarrohres und Schlundes und der Ausbildung des Gehirns findet sich nicht viel vom Hühnchen Abweichendes, mit Ausnahme gewisser, weiter unten noch zu erwähnender Verhältnisse, dagegen zeigen sich beim Herzen Eigenthümlichkeiten, die im Folgenden noch zu erörtern sind.

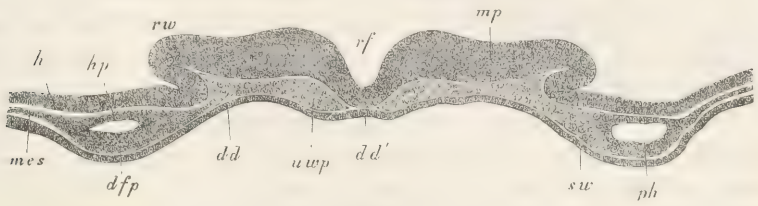


Fig. 211.

In erster Linie hebe ich hervor, dass beim Kaninchen auch nach der Bildung und dem vollkommenen Verschlusse des Schlundes die beiden Herzhälften noch eine zeitlang getrennt bleiben, und dass überhaupt die Vereinigung der beiden Herzhälften in etwas anderer Weise sich macht, als beim Hühnchen. Geht man von dem Stadium der Fig. 209 aus, so finden sich zunächst eine Reihe von Stufen, die den Schlund in verschiedenen Graden des Verschlusses und die Herzhälften entsprechend genähert zeigen, wie diess bereits Hensen in zwei Abbildungen dargestellt hat (Arch. f. Ohrenheilkunde Bd. VI. 1873. Taf. 1. Figg. 3 und 4). Weiter folgt dann ein Zustand, in dem der Schlund bereits geschlossen ist, dagegen die Herzhälften sich

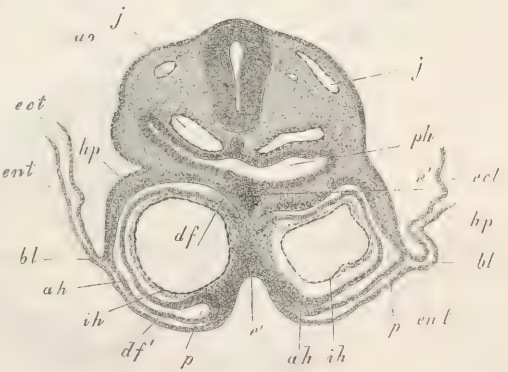


Fig. 212.

Fig. 211. Querschnitt durch das vorderste Kopfende eines Kaninchens von 8 Tagen und 9 Stunden. Vergr. 111mal. Buchstaben wie in Fig. 210. *rw* Rückenwülste.

Fig. 212. Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 80mal. *ih* innere Herzhaut (Endothelrohr); *ah* äussere Herzhaut, übergehend in *df* die Darmfaserplatte des Schlundes *ph* und *df'* die Darmfaserplatte der späteren vorderen Wand der Parietalhöhle *p*; *ao* Aorta; *j Vena jugularis;* *e'* Fortsetzung des Entoderma des Schlundes und der vorderen Wand der Parietalhöhle in die Scheidewand zwischen beiden Herzhälften; *bl* Blastoderma, bestehend aus *ent*, dem Entoderma, und *ect*, dem Ectoderma; *hp* Hautplatte der seitlichen Leibeswand.

noch nicht vereinigt haben, wie ihn die Fig. 212 vertritt. In diesem Querschnitte finden sich noch zwei vollkommen getrennte Parietalhöhlen *p* und Endothelschläuche *ih*, dagegen sind die beiden äusseren Herzhäute (*ah*), die von der Darmfaserplatte abstammen, im Begriffe mit einander zu verschmelzen und hat eine Vereinigung beim Entoderma wirklich stattgefunden. Somit wird die Scheidewand zwischen beiden Parietalhöhlen gebildet erstens von einem Reste des Entoderma *e'* und zweitens von dem Theile der äusseren Herzhaut, der in die Darmfaserplatte sich umbiegt.

Weiter verschmelzen dann die beiden Parietalhöhlen miteinander und werden zugleich mit dem Grösserwerden des Herzens geräumiger. Während dies geschieht, vereinigen sich auch die beiden Herzanlagen in der Art, dass ihre Endothelschläuche zusammenfliessen und die äusseren Herzhäute an der ventralen Seite untereinander verwachsen und von der Darmfaserplatte sich lösen. So wird das Herz an seiner ventralen Seite ganz frei, ohne jemals ein ausgesprochenes *Mesocardium inferius* gehabt zu haben, und entsteht eine selbständige vordere Wand der nun einfachen Parietalhöhle, die wie beim Hühnchen aus der Darmfaserplatte und dem Entoderma besteht. Diese Wand setzt sich lateralwärts in das Blastoderma fort und verhält sich schliesslich wie beim Hühnchen (S. Fig. 82). An der dorsalen Seite erhält sich dagegen die Verbindung des Herzens mit der Darmfaserplatte des Schlundes

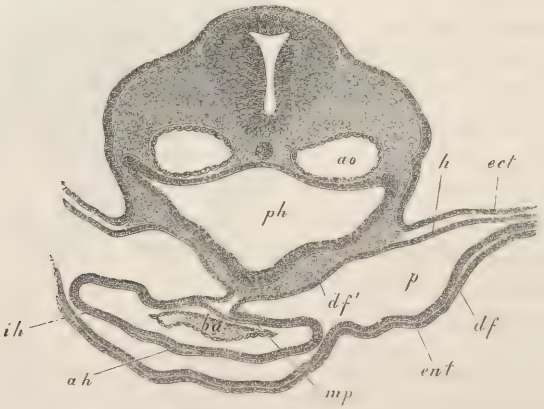


Fig. 213.

Fig. 213. Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen, 119mal vergr. *ph* Pharynx; *ao Aorta descendens*; *df'* Darmfaserplatte des Schlundes, *mp Mesocardium posterius*; *ba Bulbus aortae*; *ah, ih* äussere und innere Haut desselben; *df* Darmfaserplatte der vorderen Wand der Parietalhöhle *p*; *ent* Entoderma derselben; *h* Hautplatte; *ect* Ectoderma.

längere Zeit und giebt die Fig. 213 eine deutliche Anschauung des hier befindlichen hinteren Herzgekröses (*mp*). In Betreff der weiteren Verhältnisse des eben gebildeten Herzens habe ich bei einem Kaninchenembryo von 10 Tagen eine Reihe von Erfahrungen gesammelt, die der Erwähnung nicht unwerth erscheinen, da vom Hühnchenembryo ähnliche Verhältnisse, wenigstens bis jetzt nicht bekannt geworden sind. Als ein Herz auf aufeinanderfolgenden Querschnitten verfolgt wurde, ergab sich in der Gegend des *Bulbus aortae* das, was die Fig. 213 zeigt. In der Höhe der Kammern fand sich zum Theil ein *Mesocardium posterius*, und erfüllte das Herz als geräumiger Schlauch seine Höhle, die Parietalhöhle, einem

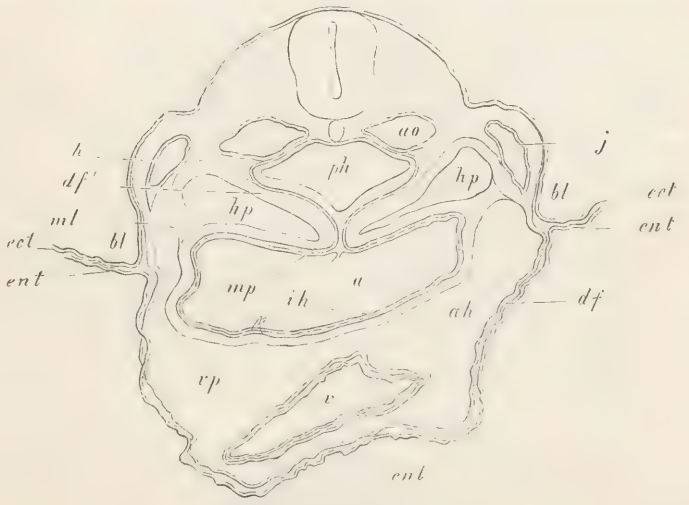


Fig. 214.

guten Theile nach. Dagegen trat nun, sowie der Vorhof erschien, ein Novum auf, nämlich eine Verbindung der seitlichen Theile des Herzens mit der seitlichen Leibeswand, da wo diese eine starke Vene, die *Vena jugularis* (*j*) enthält, wie diess die Fig. 214 zeigt. Ich nenne diese Substanzbrücke, die natürlich dem mittleren Keimblatte angehört und wahrscheinlich als eine ursprüngliche Bildung anzusehen ist, *Mesocardium laterale*, und lege auf dasselbe Gewicht, da es einmal zur Ueberführung von Gefässen aus der Hautplatte zum Herzen dient, und ausserdem den untersten Theil der

Mesocardium laterale.

Fig. 214. Querschnitt durch das Herz eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80mal. Buchstaben wie in Fig. 213. Ferner: *hp* hintere, *vp* vordere Parietalhöhle; *a* Vorhof; *v* Ventrikel; *bl* Blastoderma; *j* *Vena jugularis*; *ml* *Mesocardium laterale.*

Hintere Parietalhohlen. Vordere Parietalhohle.

Halshöhle in drei Räume scheidet, die ich die hinteren und die vordere Parietalhöhle nenne (*hp* und *vp*).

Die weiteren Umgestaltungen dieser Verhältnisse zeigen die Figg. 215, 216 und 217, die demselben Embryo entstammen, von dem die Fig. 214 genommen wurde. In Fig. 215 erscheint der Vorhof an der Einmündungsstelle der *Vena omphalo-mesenterica* getroffen und gehört das *Septum s* wohl schon mehr dieser Vene an. An den seitlichen Ecken dieses Raumes erkennt man noch in einem schwach abgeschnürten Theile die Mündungsstelle der *Vena jugularis*. Die hinteren Parietalhöhlen (*hp*) nehmen in diesem Querschnitte schon eine etwas eigene

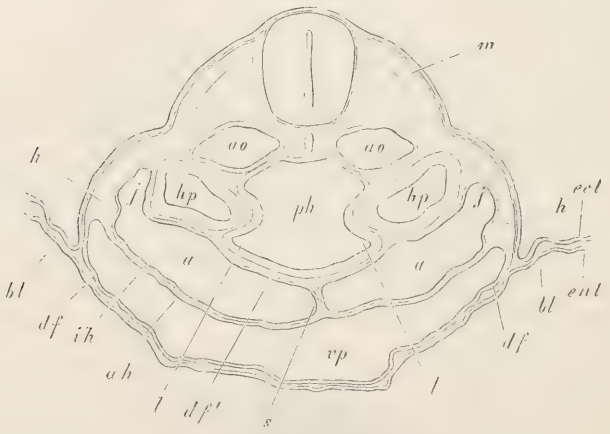


Fig. 215.

Stellung ein, weil der Schlund zwei vordere Ausbuchtungen (*l*) getrieben hat, die ich als erste Anlagen der Lungen deute.

Lungenanlagen.

Noch eigenthümlicher als Fig. 215 erscheint die Fig. 216. Hier enthält die vordere Parietalhöhle, deren hinterster Theil sichtbar wird, nichts mehr vom Herzen, und wird ihre hintere Wand von der hier sehr dicken und zum Theil wie mit Zotten besetzten Darmfaserplatte des Schlundes und der Lungenanlagen gebildet, welche letzteren erheblich grösser erscheinen, als in dem vorigen Schnitte. Die hinteren Parietalhöhlen *hp* liegen ungefähr so wie früher, nur dass sie etwas grösser sind, und an ihrer Ventralseite und etwas seitlich finden

Fig. 215. Querschnitt Nr. 21 durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80mal. Buchstaben wie in Fig. 214. Ausserdem: *ll* Anlage der Lungen; *m* Muskelplatte des Rückens; *s* Septum des Vorhofes.

sich nun die Querschnitte der Stämme der *Venae omphalo-mesentericae* (*om*). In der Fig. 217 endlich ist der Vorderdarm geöffnet, und hat sich der Stamm der *Vena omphalo-mesenterica* in zwei getheilt, von denen die eine in der Darmfaserplatte gelegene, die eigentliche Nabelgekrösvene ist, die andere, in der Hautplatte befindliche, dagegen die von der Allantois kommende Nabelvene (*u*). Die früher sogenannten

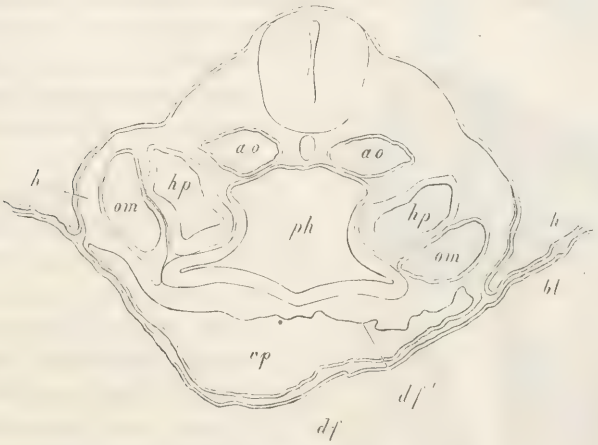


Fig. 216.

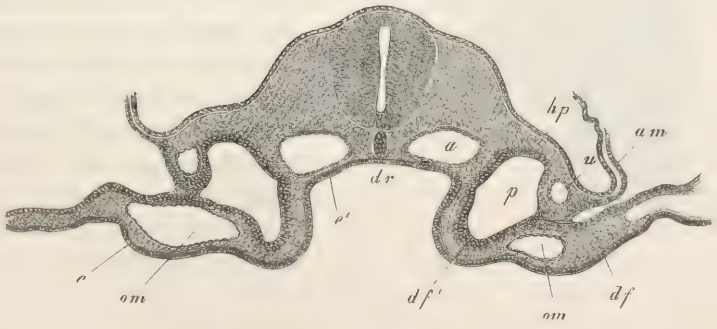


Fig. 217.

Fig. 216. Querschnitt Nr. 22 durch den hintersten Theil der Parietalhöhle des Halses eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80mal. Buchstaben wie in der Fig. 215. Ausserdem: *om Vena omphalo-mesenterica.*

Fig. 217. Querschnitt Nr. 25 durch den Rumpf des Embryo der Figg. 201 und 213—216 dicht hinter der vorderen Darmpforte. Vergr. 81mal. Buchstaben wie bei Fig. 201. Ausserdem: *df'* Darmfaserplatte der späteren vorderen Wand des Vorderdarmes; *e'* Epithel des Vorderdarmes; *e* Entoderma; *om Vena omphalo-mesenterica.*

hinteren Parietalhöhlen sind nun mit dem Verschwinden der vorderen Parietalhöhle zur Bauchhöhle (*p*) geworden, und ziehen als solche durch den ganzen Rumpf nach hinten. Uebrigens verdient Beachtung, dass auf dieser Stufe noch ein Rest des *Mesocardium laterale* in der Brücke sich erhalten hat, die in der Gegend der Nabelvene von der Hautplatte zur Darmfaserplatte sich erstreckt.

Die wesentlichsten hier geschilderten Verhältnisse kommen offenbar auch beim Hühnchen vor und scheinen dieselben auch His bekannt gewesen zu sein, wie ich wenigstens aus den von Dr. Ziegler nach den Angaben von His ausgeführten Wachsmodellen entnehme.

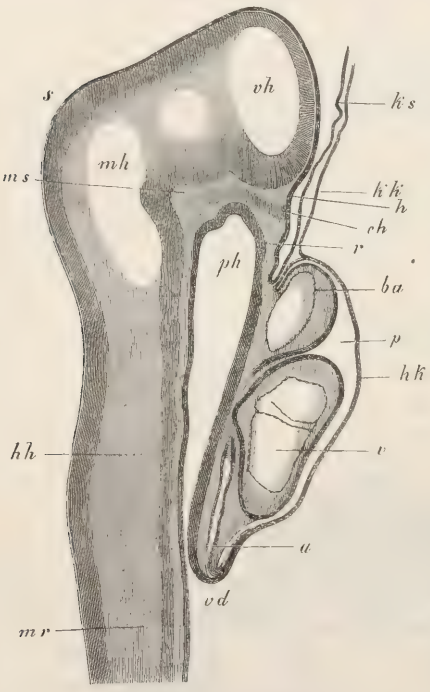


Fig. 218.

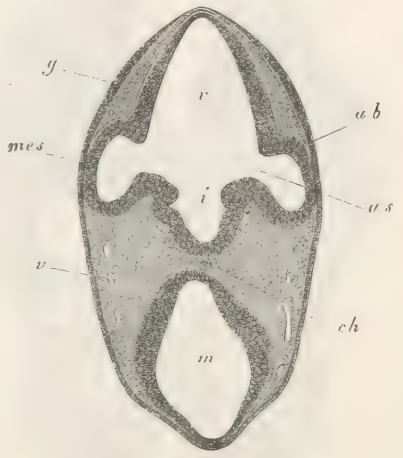
Zur Vervollständigung der Schilderung der Verhältnisse des Herzens des Säugethierembryo auf Schnitten, gebe ich nun noch in Fig. 218 einen Längsschnitt des Kopfes und Herzens eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden, dessen Verhältnisse ohne weitere Beschreibung hinreichend klar sind. Nur möchte ich betonen, dass auch beim Säugethiere das mittlere Keimblatt nicht in die Kopfscheide des Amnion (*ks*) und in die Kopfkappe (*kk*) übergeht. Dasselbe zeigen die vorhin geschilderten Querschnitte Figg. 214—216, indem auch bei diesen der an den Embryo gren-

Fig. 218. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. *ph* Schlund; *vd* vordere Darmpforte; *r* Rachenhaut; *p* Parietalhöhle; *hk* vordere Wand derselben (Herzkappe, Remak), aus dem Entoderma und der Darmfaserplatte bestehend; *a* Vorhof; *v* Kammer; *ba Bulbus aortae*; *kk* Kopfkappe, aus dem Entoderma allein bestehend; *ks* Kopfscheide des Amnion, aus dem Ectoderma allein bestehend; *mr* Medullarrohr; *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *s* Scheitelhöcker; *ms* mittlerer Schädelbalken Rathke's; *ch* vorderstes Ende der Chorda, an das Ectoderma anstossend; *h* leichte Einbiegung des Ectoderma, aus welcher später die Hypophysis sich bildet.

zende Theil des Blastoderma nur aus dem Ectoderma und Entoderma besteht.

Um mit der Schilderung des Kopfes zum Schlusse zu kommen, gebe ich nun noch einige Darstellungen, die auf die höheren Sinnesorgane sich beziehen. Fig. 219 stellt einen Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von 10 Tagen dar, in welchem Vorderhirn (*v*) und Mittelhirn (*m*) getroffen sind, und die primitiven Augenblasen sehr schön zum Vorschein kommen. Beachtung verdient, dass in diesem Stadium eine zarte Lage Mesoderma zwischen Auge und Hornblatt liegt, und dass letzteres noch keinerlei Verdickung zeigt, die an die Bildung der Linse erinnerte. Dagegen lässt dieser Schnitt eine Verdickung des Hornblattes über (vor) der Augenanlage bei *g* erkennen und im Innern Querschnitte enger Gefässe (Hirnvenen?).

Höhere Sinnesorgane.



Auge.

Fig. 219.

Bei einem älteren Embryo, der ebenfalls nur 10 Tage alt war (S. Fig. 175), war die Augenblase noch dichter an das Hornblatt herangewachsen, doch liess sich immer noch eine Mesodermalage von grosser Zartheit vor derselben erkennen. Dagegen war nun das Hornblatt da, wo es der primären Augenblase anlag, entschieden verdickt und mehrschichtig, und maass 26 μ, während die hintere Wand der Augenblase 72—76 μ, und die vordere Wand 57—60 μ betrug. Die ganze Augenblase selbst besass eine Höhe von 0,47 mm, und war ihre äussere Wand schon schwach eingebogen, ohne dass von einer entsprechenden Einbiegung des Hornblattes etwas zu sehen war. — Auch an diesem Schnitte war das Hornblatt über (vor) dem Auge, jedoch am Vorderkopfe in bedeutender Ausdehnung verdickt und bis zu 26 μ stark, welche Verdickung unzweifelhaft mit der Entwicklung der Geruchsgrübchen in Zusammenhang steht, welche bedeutend später sich anlegen, als Auge und Ohr.

Geruchsgrubchen.

Fig. 219. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40mal. *a b* Augenblasen (0,26mm Höhe); *a s* Augenblasenstiel (Lumen 83 μ weit); *v* Vorderhirn; *m* Mittelhirn; *i* Infundibulum; *ch* durchschimmernde Chorda; *v* Venen; *g* verdicktes Hornblatt in der Gegend der spätern Geruchsgrübchen; *mes* Mesoderma.

Gehörorgan.

Das Gehörorgan tritt beim Säugethierembryo in derselben Weise auf, wie beim Hühnchen und zeigt die Fig. 220 nahezu das früheste Stadium desselben, nämlich das einer weitoffenen, von dem verdickten Hornblatte ausgekleideten Grube zu beiden Seiten des Hinterhirns, welche bis an das Hirn heranreicht, jedoch in keinerlei Verbindung mit demselben steht. Diese Figur zeigt ausserdem die vorderen Enden der Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens mit dem vordersten Aortenbogen und dem vordersten Theile des Pharynx, von dem zu bemerken ist, dass seine Seitenwand an Einer Seite an das Ectoderma angrenzt, welches hier eingebuchtet ist. An dieser Stelle befand sich früher die erste Kiemenspalte, welche nun bereits geschlossen ist und bildet sich später die *Tuba Eustachii*, die *Membrana tympani* und der äussere Gehörgang aus.

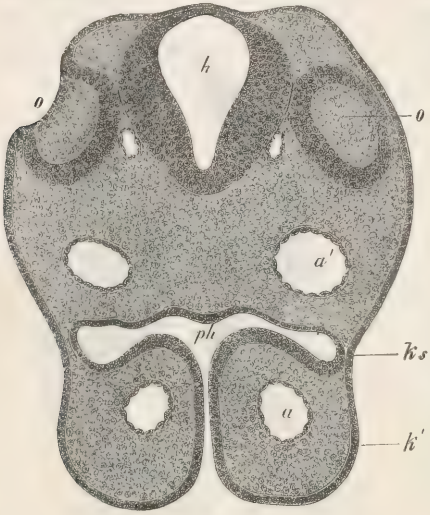


Fig. 220.

Von den älteren Zuständen des Gehörorganes erwähne ich noch zwei. Fig. 221 zeigt das eben im Verschlusse begriffene Gehörbläschen, das nur noch durch einen kurzen Stiel von 34 μ Dicke mit dem Hornblatte verbunden ist. Dasselbe ist rundlich viereckig, 0,182 mm gross, und lässt bereits nach oben wie eine kleine Ausbuchtung erkennen, die erste Andeutung der *Recessus vestibuli*. Ausserdem ist die untere Wand, die später zum Epithel des *Canalis cochlearis* sich ausbildet, schon dicker als die obere Wand. Im übrigen zeigt diese Figur die Verschlussstelle der ersten Kiemenspalte noch schöner als die Fig. 220. Ferner

Fig. 220. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal. *o* Offenes Gehörgrübchen, von dem verdickten Hornblatte ausgekleidet; *o'* dasselbe Grübchen der anderen Seite, so getroffen, dass die Mündung nicht sichtbar ist; *h* Hinterhirn; *ph* Pharynx, durch eine Spalte zwischen den Unterkieferfortsätzen *k* des ersten Kiemenbogens nach aussen mündend; *ks* Gegend der ersten Kiemenspalte, hier durch das aneinandergrenzende Ectoderma und Entoderma geschlossen; *a Arcus aortae I; a' Aorta descendens* oder hinterer Theil des ersten *Arcus aortae*. — Die Chorda war an diesem Schnitte nicht deutlich und ist nicht dargestellt.

sind nun die ersten Kiemenbogen verschmolzen und Venen neben dem Gehirn sichtbar, von denen zwei in der Substanz der Hirnwand selbst liegen (*vc*). Eine dunkle Masse unter dem Gehörbläschen deute ich als Ganglion.

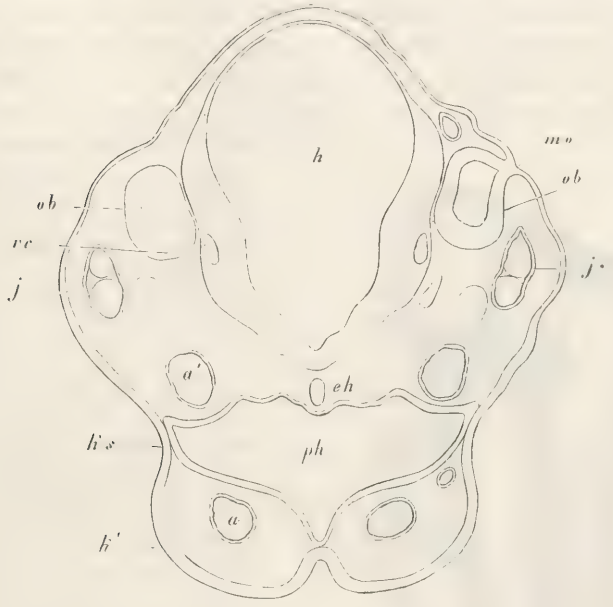


Fig. 221.

Bei einem Embryo von 10 Tagen endlich, der noch älter war, als der eben beschriebene, war das Gehörbläschen ganz vom Ectoderma abgeschnürt und an seiner Aussenseite sogar von einer ziemlich starken Mesodermalage bedeckt. Dasselbe war jetzt deutlich birnförmig, mit einem stielförmigen Anhange nach oben, dem *Recessus vestibuli*, *in toto* 0,34 mm lang und am breitesten Theile 0,19 mm breit.

Zur Ergänzung der Anschauungen über die innere Gestaltung des Kopfes wolle man nun noch den früher gegebenen Längsschnitt Fig. 222 herbeiziehen. An diesem erkennt man sehr schön die vordere Kopfkrümmung, ferner dass die Chorda (*ch*) ursprünglich bis nahezu zum vorder-

Fig. 221. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal. Buchstaben wie vorhin. Ausserdem: *ch* Chorda; *j Vena jugularis*; *vc* Hirnvene; *ob* Ohrblase; *mo* letzter Rest ihrer Mündung nach aussen.

sten Theile des Kopfes reicht und dem Ectoderma anliegt. Ferner ist die eigenthümliche Lagerung des Herzens am Kopfe in der vordern Wand des Vorderdarmes deutlich, und die Gegend der späteren Mundbucht, die jetzt noch durch die Rachenhaut *r* verschlossen ist. Eine leichte Einbiegung bei *h* entwickelt später, wie ich mit Mihalkovics finde, die *Hypophysis cerebri*, indem sie nach und nach zu einer deutlichen gegen die Hirnbasis in die Höhe steigenden taschenförmigen Ausbuchtung sich entwickelt, welche bei dem Embryo der Fig. 180 von der Mundöffnung aus als ovales Grübchen (*h*) zu erkennen war und an einem Sagittalschnitte 0,19 mm Länge besass. Deutlich ist an der Fig. 222 auch die Schädelbasis mit dem Vorsprunge vor dem Mittelhirne *ms*, den Rathke als mittleren Schädelbalken bezeichnet hat. Gute Längsschnitte des vorderen Kopfendes eines nur wenig älteren, und mehrerer älterer Kaninchenembryonen finden sich in der schönen Arbeit von Mihalkovics (Nr. 154), deren Verhältnisse später zur Besprechung kommen werden. Ausserdem mache ich aufmerksam auf die Abbildungen von Querschnitten der Augengegend des Kopfes junger Säugethierembryonen, die sich in den Arbeiten von Arnold (53), Lieberkühn (143) und Mihalkovics (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI) finden und auf die von Kupffer gegebenen Querschnitte des hinteren Leibesendes von Embryonen des Schafes (Nr. 137).

Hirnanhang.

Mittlerer Schädelbalken.

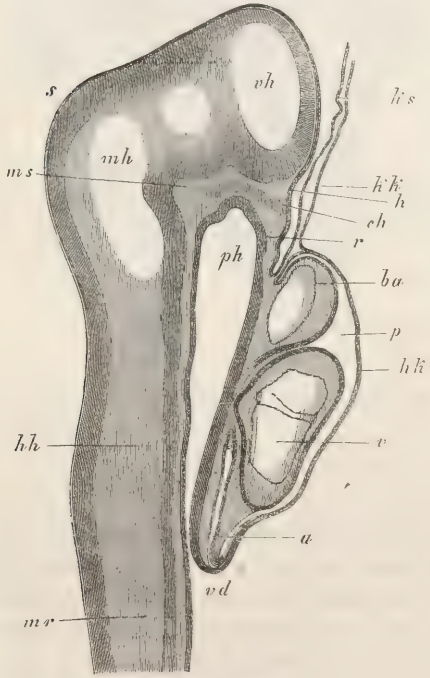


Fig. 222.

Hiermit schliesse ich die Darlegungen über die Gestaltung und den Bau junger Säugethierembryonen, indem ich für mehr Einzelheiten nach gewissen Richtungen vor Allem auf die Arbeiten von Bischoff, Reichert und Coste verweise. In Betreff des Baues dieser Embryonen,

Fig. 222. Siehe die Erklärung Fig. 218 S. 298.

wie er an Schnitten erscheint, ist das von Hensen (Nr. 114 und Zeitschr. f. Anat. und Entw. Bd. I) und das von mir hier Gegebene das einzige Zusammenhängende, was bis jetzt vorliegt, und hoffe ich, dass die Mittheilungen von uns beiden bald weitere Untersuchungen, sowohl über das Kaninchen, als auch über andere Säugethiere anregen werden.

§ 25.

Erste Entwicklung des Menschen.

Die Beobachtungen über die ersten Gestaltungen des Menschen sind so spärlich, dass nicht von ferne daran gedacht werden kann, dieselben in ähnlicher Weise zu entwickeln, wie dies beim Hühnchen und bei den Säugethieren geschehen ist, und hat man sich somit darauf zu beschränken, die einzelnen bekannt gewordenen Stufen der Reihe nach zu schildern.

Jüngste menschliche Embryonen.

Aus der ersten Woche der Schwangerschaft, während welcher das Ei den Eileiter durchwandert und hier unzweifelhaft einen totalen Furchungsprocess durchmacht, besitzen wir bis anhin keine für eine weitere Verwerthung geeignete Beobachtung. Dagegen liegen aus der zweiten Woche einige Angaben vor, die Erwähnung verdienen, obschon vielleicht auch keine derselben auf eine ganz normale Frucht sich bezieht.

Eier der 2. Woche.

Ei von Reichert.

Das jüngste bis jetzt beobachtete Ei wurde vor zwei Jahren von Reichert beschrieben (Nr. 3) und schätzt er das Alter desselben auf 12—13 oder 13—14 Tage. Dasselbe wurde im Uterus einer Selbstmörderin in situ beobachtet und bestand aus einem blasenförmigen Gebilde von Linsenform, das etwa 4mal vergrössert in der Fig. 223 von der Fläche, und in der Fig. 224 von der Seite dargestellt ist. Die Randzone dieses Bläschens trug einen reichen Besatz von Zöttchen, von denen die entwickeltsten 0,2 mm maassen und auch zum Theil kurze Nebenästchen trugen.

Fig. 223.

Fig. 224.

Fig. 223 und 224. Menschliches befruchtetes Ei (bläschenförmige Frucht Reichert) von 12—13 Tagen, von der Fläche und von der Seite etwa 4mal vergr. An der Flächenansicht ist das zu sehen, was Reichert für den Embryonalfleck hält.

Von hier aus zogen sich die Zöttchen mit abnehmender Grösse eine Strecke weit auf die Uterinfläche (Grundfläche, Reichert) des Bläschens fort, liessen jedoch hier eine kreisförmige Fläche von 2,5 mm frei, die in der Mitte einen ebenfalls kreisförmigen trüben Fleck zeigte. An der entgegengesetzten Fläche des Bläschens (freie Wandfläche R.), die etwas gewölbter war, fehlten dagegen die Zöttchen ganz und gar. Der Durchmesser der ganzen »bläschenförmigen Frucht« (Reichert) betrug 5,5 mm im längeren, 3,3 mm im kürzeren Durchmesser.

Bezüglich auf den Bau dieses Eies ermittelte Reichert folgendes. Nirgends, weder äusserlich noch im Innern war die geringste Spur einer embryonalen Bildung, etwa einer Primitivrinne oder der Rückenfurche, oder gar eines deutlichen Embryo mit einem Gefässhofe zu entdecken. Vielmehr bestand das betreffende Ei einfach aus einer zarten Membran von epithelialer Beschaffenheit, von welcher die ebenso beschaffenen Zöttchen ausgingen. Nur in der Gegend des trüben Fleckes an der Uterinfläche des Eies fand sich innen an der genannten Lage eine dünne Schicht kleinerer, feinkörniger, kernhaltiger, polyedrischer Zellen. Von einer *Zona pellucida* war nichts zu sehen. Dagegen war das Innere mit faserig-häutigen Bildungen erfüllt, welche Reichert als Gerinnsel ansieht.

Diesen Thatsachen zufolge deutet Reichert das fragliche Ei als Keimblase und die doppelblättrige Stelle desselben als Fruchthof oder Embryonalfleck, eine Auffassung, deren Richtigkeit kaum zu beanstanden sein wird. Eine andere Frage dagegen ist, ob das betreffende Ei ein vollkommmen normales war, und hebe ich vor Allem hervor, dass das Vorkommen von Zotten bei einem befruchteten Eie ohne Embryonalanlage und ohne Amnion Bedenken erregt. Bei allen Säugethieren, bei denen bis jetzt Zotten an den Eihüllen gefunden wurden, treten dieselben erst nach der Bildung des Amnion an der äusseren Lamelle der Keimblase auf, die die seröse Hülle heisst, niemals vorher. Da jedoch die Möglichkeit nicht bestritten werden kann, dass die Keimblase schon früher Zotten entwickle, und sogar beim Kaninchen, wie wir oben sahen, der zottenbildende Theil der Keimblase schon sehr bald sich verdickt und als von mir sogenannter Ectodermawulst auftritt, so scheint es mir doch gewagt, der Reichert'schen Beobachtung nach dieser Seite Zweifel entgegenzustellen und bin ich für mich bereit, dieselbe für einmal und solange als nicht bestimmte Erfahrungen Anderes lehren, anzunehmen.

Ausser dieser Erfahrung von Reichert besitzen wir keine andere über menschliche Eier, in denen der Embryo nicht bereits angelegt war und gehe ich daher sofort zur Schilderung der jüngsten bis jetzt ge-

sehenen Embryonen über, deren Beobachtung wir Allen Thomson in Glasgow verdanken.

Erstes Ei von Thomson.

Ein erstes Ei von Thomson (Fig. 225), dessen Alter Thomson zu 12—13 Tagen schätzt, hatte eine Grösse von 6,6 mm und besass eine äussere Eihaut oder Chorion, welche mit kurzen, dünnen Zöttchen besetzt war. Im Innern desselben befand sich eine Blase, offenbar der Dottersack, welche das Chorion beinahe ganz erfüllte, und auf dieser ein Embryo von 2,2 mm Länge, der mit seinem vorderen und hinteren Ende schon etwas vom Dottersacke abgeschnürt war, mit seinem mittleren Theile dagegen unmittelbar auf demselben auflag und mit seinen Rändern in denselben sich fortsetzte, somit noch keinen Darm besass. Allantois und Nabelstrang waren nicht vorhanden und auch von einem Amnion meldet Thomson nichts. Doch lässt sich vielleicht mit Bischoff aus dem von Thomson angegebenen Umstande, dass der Embryo mit seinem Rücken an die äussere Eihaut festgeheftet war, schliessen, dass das Amnion schon da war, in welchem Falle dann die äussere Eihaut als seröse Hülle aufgefasst werden könnte.

Zweites Ei von Thomson.

Die zweite Beobachtung von Thomson bezieht sich auf ein Ei von 13,2 mm Grösse (Fig. 226), dessen Alter Thomson auf 15 Tage schätzt. Dieses Ei war mehr eiförmig und ebenfalls mit Zöttchen besetzt. Im Innern der Eihaut desselben fand sich ein grosser, mit Flüssigkeit erfüllter Raum und an einer Stelle eine Blase von ungefähr 2,2 mm Grösse,

Fig. 225.

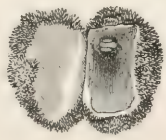


Fig. 226.

Fig. 227.

Fig. 225. Menschliches Ei von 12—13 Tagen, nach Thomson. 1. Nicht geöffnet in natürlicher Grösse, 2. geöffnet und vergrössert.

Fig. 226. Menschliches Ei von 15 Tagen, nach Thomson, in natürlicher Grösse geöffnet, um den grossen Innenraum und den kleinen Embryo zu zeigen.

Fig. 227. Embryo dieses Eies vergrössert. *a* Dottersack; *b* Nackengegend, wo die Rückenfurche schon geschlossen ist; *c* Kopftheil des Embryo mit noch offener Rückenfurche; *d* hinteres Ende, wo dasselbe der Fall ist; *e* hautartiger Anhang, vielleicht ein Theil des Amnion.

welche die Anlage eines Embryo zeigte. Der Embryo selbst war auch etwa 2,2 mm gross und überragte die Blase etwas; von der Rückenseite gesehen (Fig. 227) zeigte derselbe eine sehr deutliche Rückenfurche, welche in der Mitte schon im Schliessen begriffen war und ebenso stark hervortretende Rückenwülste. An der Bauchseite des Embryo war das Herz bemerklich; und am Kopfende sass ein hautartiger Lappen, wahrscheinlich ein Stück des Amnion. Auch von diesem Embryo giebt übrigens Thomson wieder an, dass er mit dem Rücken am Chorion festsass und liegen somit mit Bezug auf die Deutung der äusseren Eihaut die Verhältnisse wie in dem vorigen Falle.

Dieses zweite Ei nun ist offenbar nicht ganz normal; der Beschaffenheit des Embryo zufolge ist dasselbe sehr jung, sicherlich ebenso jung als das Ei der ersten Beobachtung, wo nicht noch jünger und doch findet sich ein so grosser Zwischenraum zwischen Embryo, Dottersack und Chorion, während ein solcher im ersten Falle nicht vorhanden war, und es ist daher wohl anzunehmen, womit auch A. Ecker übereinstimmt, dass das Ei in diesem Falle, wie es so oft geschieht, nach dem Absterben des Embryo noch eine zeitlang fortwuchs.

Nun folgen Eier, bei denen der Embryo ein Amnion, Dottersack und Allantois zeigt; doch besitzen wir leider keine sichern Beobachtungen von einem menschlichen Ei mit freier Allantois, d. h. von einem solchen, bei dem die Allantois noch nicht an das Chorion festgewachsen und der Nabelstrang noch nicht angelegt war. Wohl sind in der Literatur einige Fälle von solchen Eiern aufgeführt, Beobachtungen von Coste (*Embryogénie comparée*), von Pockels (Isis 1825. Seite 346), Meckel (Deutsch. Archiv 1817, Tab. I Fig. 2), von Thomson (l. c.), von v. Baer (Entwickl. II, Taf. VI. Fig. 16 u. 17) und Andern, allein einerseits gehören dieselben nicht hierher, wie der Fall von Thomson, in dem schon ein Nabelstrang sich vorfand, andrerseits beziehen sie sich auf unvollkommen ausgebildete Embryonen, oder sind so unvollständig beschrieben und von so unbestimmten Abbildungen begleitet, dass dieselben auch nicht weiter zu brauchen sind.

Auch der neuerlich von Krause beschriebene Fall einer freien Allantois (Nr. 136) erweckt gerechte Bedenken. Ein Embryo von 8 mm Grösse aus der 4. Woche mit Anlage beider Extremitäten, Kopfkrümmungen, Kiemenspalten, Augen, entwickeltem Herzen soll noch keinen Nabelstrang besessen haben, während doch bei entschieden jüngeren Embryonen, wie vor Allem in den nachfolgenden Beobachtungen von Coste und Thomson, dann aber auch bei allen anderen Embryonen der 3. Woche schon ein *Funiculus umbilicalis* gefunden worden ist! Bis auf Weiteres halte ich die fragliche Allantois für den Dottersack oder die

Nabelblase, wie sie beim Menschen heisst, und den zerrissenen Dottersack von Krause, der bei Embryonen dieses Alters nie mehr so gross ist, wie die Figur zeigt, für den abgerissenen Nabelstrang mit anhangenden Fetzen des Amnion und verweise zum Belege, dass ein Dottersack so aussehen kann, wie Krause zeichnet, auf die nachfolgende Figur 232 und mehrere Abbildungen in Ecker's *Icones physiologicae* (Taf. XXVI, Fig. I und Taf. XXV, Figg. VII *B* und VIII).

Eier der dritten Woche.

Von Eiern mit Nabelstrang, Amnion und Dottersack aus der dritten Woche der Schwangerschaft habe ich nun vor Allem eines von Coste geschilderten Eies (*Hist. du dével.* Pl. II) zu gedenken, das unstreitig das vollkommenste und am genauesten beobachtete von allen menschlichen Eiern aus früherer Zeit ist. Das Ei selbst, dessen Alter Coste auf 15—18 Tage schätzt, war 13,2 mm gross und rings mit kürzeren, leicht ästigen Zöttchen besetzt. Im Innern befand sich ein ziemlich grosser Raum und an einer Stelle der Embryo mit Amnion und Dottersack durch einen kurzen Nabelstrang an das Chorion befestigt (Fig. 228). Der Embryo von 4,4 mm Länge (Figg. 228, 229) war leicht nach dem Rücken zu gekrümmt mit abgeschnürtem vorderen und hinteren Ende, von denen sich jedoch ersteres, wenigstens in dem eigentlichen Kopftheile, nur wenig verdickt zeigte, wogegen die Halsgegend, wo das Sförmige Herz seine Lage hatte, stärker vortrat und der massigste Theil des Embryo war. Am Herzen selbst erkennt man die dasselbe umschliessende Halshöhle (Parietalhöhle) und den *Bulbus aortae* (Fig. 229 *b*), dagegen sind die Vorkammern und Kammern (bei *c*) noch kaum von einander zu unterscheiden. Am Kopfe zeigen sich Andeutungen von Kiemenbogen und Kiemenspalten (Schlundspalten) (Fig. 228 f.) ziemlich weit vorn, doch sind die letztern noch nicht durchgebrochen. Bei der Ansicht von unten (Fig. 229) sieht man ferner am Kopfe vor den ersten Kiemenbogen, die ziemlich deutlich sind, einen conischen unpaaren Fortsatz ganz nach vorn zu, den Stirn- oder Nasenfortsatz und zwischen diesem Fortsatze und den vordersten Kiemenbogen eine Grube, die in der Bildung begriffene Einstülpung, die später zur Mundhöhle wird. Der Bauch des Embryo ist weit offen, wie die seitliche und die Ansicht von vorn diess zeigen, und steht der ungestielte, 2,75 mm grosse Dottersack (in der Ansicht von vorn geöffnet dargestellt) in grosser Ausdehnung in offener Verbindung mit dem Darme, von dem nur der Anfangsdarm, dessen Ausmündung in den Mitteldarm in der Fig. 229 bei *x* zu sehen ist, und der Enddarm (Fig. 229 *i*) entwickelt sind. Am hinteren Leibesende findet sich die Allantois (*u*) in Form eines Stranges, der durch einen breiten Stiel (*a*), den späteren Urachus, mit dem Enddarme und, wie es scheint, auch noch mit der vorderen Beckenwand zusammen-

hängt und dann ins Chorion sich verliert, dessen innere Lamelle sie bildet. Wie weit die Höhle der Allantois und die epitheliale innere Lamelle derselben sich erstreckte, darüber hat Coste nichts mitgetheilt. Am Dottersacke und der Allantois sind Gefässe bemerklich. Am Dotter-

Fig. 228.

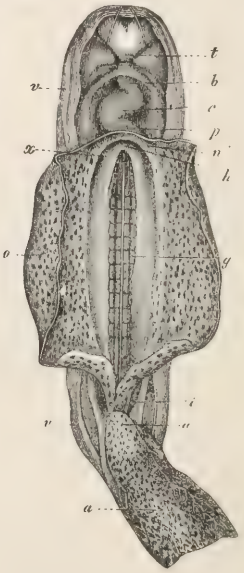


Fig. 229.

sacke zwei *Arteriae omphalo-mesentericae* rechts und links ziemlich in der Mitte (Fig. 228 *m*) und zwei *Venae omphalo-mesentericae* mehr nach vorn (Fig. 229 *n*); ebenso sieht man Gefässe an der Allantois, welche

Fig. 228. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergr. dargestellt. *b* Aorta; *c* Herz; *d* Rand der weiten Bauchöffnung; *e* Oesophagus; *f* Kiemenbogen; *i* Hinterdarm; *m Art. omphalo-mesenterica*; *n Vena omphalo-mesenterica*; *o* Dottersack, dessen Gefässe nicht ausgezeichnet sind; *u* Stiel der Allantois (*Urachus*); *a* Allantois mit deutlichen Gefässen, als kurzer Nabelstrang, zum Chorion *ch* gehend; *v* Amnion; *a h* Amnionhöhle.

Fig. 229. Derselbe Embryo von vorn stärker vergrössert, mit geöffnetem und grösstentheils entferntem Dottersacke. *a* Allantois, hier schon Nabelstrang; *u Urachus* oder Stiel derselben; *i* Hinterdarm; *v* Amnion; *o* Dottersack oder Nabelblase; *g* primitive Aorten, unter den Urwirbeln gelegen; die weisse Linie ist die Trennungslinie zwischen beiden Gefässen; *x* Ausmündung des Vorderdarms in den Dottersack; *h* Stelle, wo die *Vena umbilicalis* und die *Venae omphalo-mesentericae n* zusammentreffen, um ins Herz einzumünden; *p* Pericardialhöhle; *c* Herz; *b* Aorta, *t* Stirnfortsatz.

auch in die hautartige Ausbreitung derselben am Chorion übergehen, hier jedoch nur mit dem Mikroskope wahrzunehmen sind. Das Amnion geht von den Rändern der grossen Bauchhöhle aus, umhüllt ziemlich genau die untere Seite des Kopfes, steht aber vom Rücken sowie vom hinteren Leibesende weit ab und bildet mit seinem hintersten Theile auch eine unvollkommene Scheide für die hintere Seite des Stieles der Allantois. Von Extremitäten, Augen- und Gehörbläschen ist an diesem Embryo noch keine Spur zu sehen, ebenso meldet Coste nichts von Wolff'schen Körpern, welche jedoch sehr wahrscheinlich angelegt waren, dagegen will er zwei ziemlich grosse Aorten (Fig. 229 *g*) zu beiden Seiten der mittleren Theile des Leibes gesehen haben, die aber nicht besonders deutlich hervortraten. — Ich habe den eben geschilderten Embryo bei Coste selbst gesehen und soweit es an dem Spirituspräparate möglich war, mich von der Richtigkeit der Beschreibung überzeugt, wenn ich auch nicht alles, was Coste abgebildet hat, wieder erkennen konnte.

Ueber das Chorion dieses Eies nun noch folgendes. Dasselbe bestand aus zwei Schichten: Die innere Lamelle desselben, welche Coste als Ausbreitung der Allantois auffasst, war überall gefässhaltig, besass aber keine Zotten, die äussere Lamelle dagegen trug hohle, leicht verästelte Zotten und mündete bemerkenswerther Weise die Höhlung einer jeden Zotte an der der Allantois zugewendeten Fläche dieser Haut durch ein rundes Loch frei aus.

Durch die Gefälligkeit des Herrn Gerbes, des Mitarbeiters von Coste, habe ich im Frühjahre 1861 Gelegenheit gehabt, das Chorion dieses Eies mit dem Mikroskope zu untersuchen. Hierbei zeigte sich, dass die Zotten und die sie tragende Haut ganz und gar aus epithelartigen Zellen, von derselben Beschaffenheit, wie die des Epithels der späteren gefässhaltigen Chorionzotten bestehen, und stehe ich diesem zufolge nicht an, die ganze Lage für die seröse Hülle zu erklären, womit auch Coste und Gerbes einverstanden sind. Die innere Lage des Chorion, die ich auch untersuchte, bestand aus sich entwickelndem Bindegewebe und führte überall feine Blutgefässe, eine Thatsache, die wir später verwerthen werden.

Ei von J. Müller. An die eben besprochene Beobachtung von Coste schliesst sich ein Fall an, den Joh. Müller in seiner Physiologie II, St. 713 kurz beschrieben hat. Das betreffende Ei war 15,2—17,6 mm gross, der Embryo 5,6 mm lang, der Nabelstrang 1,3 mm dick und der Dottersack oder das Nabelbläschen (*Vesicula umbilicalis*), 3,3 mm gross, ohne Dottergang, in weiter Verbindung mit dem Darmkanal. Das Amnion umhüllte, von den Rändern der weiten Bauchhöhle ausgehend, den Embryo ganz

dicht, bildete aber eine Scheide für den Stiel der Allantois oder den Nabelstrang. Es waren drei Paar Kiemenbogen und Kiemenspalten vorhanden, und hinter denselben der hervorragende Herzschlauch. Extremitäten werden nicht erwähnt. — v. Baer und R. Wagner schätzen, nach den von J. Müller gelieferten Daten, das Ei auf 25 Tage. Meiner Ansicht zufolge kann dasselbe, in Anbetracht der wenig vorgeschrittenen Entwicklung, nicht älter als drei Wochen gewesen sein, und steht auf jeden Fall dem Ei von Coste sehr nahe.

Ei von R. Wagner.

Ein nur wenig älteres Ei aus der dritten Schwangerschaftswoche hat R. Wagner in den *Icones physiologicae* abgebildet (erste Auflage, Tab. 8, zweite Auflage Tab. 25). Das Ei maass 13 mm, der Embryo 4,5 mm; der Dottersack war 2,2 mm lang, oval und durch einen kurzen, aber weiten Stiel, den Dottergang, mit dem schon fast ganz geschlossenen Darme verbunden. Das mit kleinen, mehr einfachen Zöttchen besetzte Chorion enthielt eine ziemlich grosse mit eiweissreicher Flüssigkeit gefüllte Höhle, in welcher der Embryo mit Amnion und Dottersack, nur durch den kurzen Nabelstrang befestigt, frei enthalten war. Das Amnion umhüllte den Embryo nur lose. Die Allantois zeichnet Wagner als keulenförmige kurze Blase durch den Nabelstrang durchschimmernd, doch ist über ihre Gefässe und das genauere Verhalten der Blase nichts mitgetheilt. Der Embryo selbst ist gekrümmt, zeigt drei Kiemenspalten, Wolff'sche Körper, ganz kleine Anlagen der Extremitäten, die drei Hirnblasen und die Gehörbläschen, aber nichts vom Auge, und ist somit auf jeden Fall älter als die bisher beschriebenen, wenigstens möchte ich ihn, namentlich mit Bezug auf das Verhalten des Dottersackes für älter als den vorhin beschriebenen Müller'schen halten.

Ei von Coste von 20—21 Tagen.

An diese jüngsten Eier mit ausgebildeteren Embryonen reihe ich nun noch zwei Fälle von Coste und Thomson, die ebenfalls an der Grenze der dritten und vierten Woche stehen. Auf Pl. II*a* hat Coste ein Ei von 2,7 cm Durchmesser, das auf 20—21 Tage geschätzt wird, abgebildet. Der Embryo war so gekrümmt, dass er einen starken Bogen bildete und der Kopf und das zugespitzte Schwanzende einander nahe standen. Am Kopfe, welcher ziemlich vortritt, und die zwei von Säugethieren schon früher beschriebenen Krümmungen zeigt, unterscheidet man die Anlagen der Nasengruben, des Auges und der Ohrbläschen, welche letzteren Coste wie mit einer Oeffnung zeichnet. Ausserdem finden sich vier Kiemenbogen, der erste gablig gespalten, mit einem sogenannten oberen und unteren Kieferfortsatze, welche die Mundöffnung zwischen sich haben, die von vorn noch von dem schon erwähnten Stirnfortsatze begrenzt wird. Am Rumpfe ist die Anlage der vor-

deren Extremität als eine ganz leichte Erhebung zu sehen, von der hinteren Extremität meldet Coste nichts. Hinter den Kiemenbogen liegt in einer stark vorspringenden Halshöhle das Herz, dessen Kammer schon doppelt ist und an dem man auch die Vorkammern unterscheidet. Weiter nach hinten erscheint die noch wenig entwickelte Leber und die durchschimmernden Wolff'schen Körper. Der Bauch ist ziemlich weit offen und entsendet aus seinem Innern mit einem beträchtlich breiten und langen Stiele den Dottersack, an dem die Gefässe deutlich zu sehen sind.

Am hinteren Ende des Embryo, hinter dem Dottersacke, zeigt sich ferner der kurze Nabelstrang, der sich mit zwei Arterien und zwei Venen (*Arteriae* und *Venae umbilicales*) ans Chorion inserirt, welches in seiner ganzen Ausdehnung gefässhaltig und mit baumförmig verästelten Zotten besetzt ist. Das Amnion umhüllt den Embryo ganz dicht, wie dies bei jungen Säugethierembryonen immer beobachtet wird, so dass demnach keine Amnionflüssigkeit vorhanden ist. Ueberhaupt entspricht dieser Embryo in hohem Grade gewissen Formen von Säugethierembryonen, welche in früheren §§ beschrieben wurden, woraus sich die Berechtigung ergiebt, unsere Erfahrungen an Thieren zur Ausfüllung von Lücken in der menschlichen Embryologie zu benutzen.

Fig. 230.

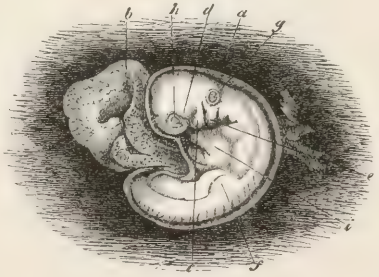


Fig. 231.

Embryo von Thomson vom Anfange der 1. Woche.

In die dritte oder den Anfang der vierten Woche verlege ich auch einen Embryo, welchen Thomson beobachtet hat und der nach einer Originalzeichnung meines geehrten Freundes in den Figg. 230 und 231

Fig. 230. Menschliches Ei vom Ende der dritten oder Anfange der vierten Woche, nach einer Originalzeichnung von Thomson, in natürlicher Grösse. Embryo mit Amnion und Dottersack liegen, durch einen kurzen, nicht sichtbaren Nabelstrang befestigt, in dem eine weite Blase bildenden Chorion.

Fig. 231. Embryo dieses Eies vergrössert. *a* Amnion; *b* Dottersack; *c* erster Kiemenbogen, Unterkieferfortsatz; *d* Oberkieferfortsatz desselben Bogens; *e* zweiter

dargestellt ist. Bei diesem Embryo findet sich der Dottersack ungefähr in demselben Verhältnisse wie beim vorigen Eie, nur etwas zusammengefallen und an seiner Oberfläche mit Runzeln versehen. Der kurze Nabelstrang liegt an der unteren Seite und ist nicht sichtbar, auch sind die genaueren Verhältnisse desselben von Thomson nicht angegeben. Der Kopf des Embryo, Kiemenbogen und -Spalten und Sinnesorgane verhalten sich wie in dem Falle von Coste. Auge und Ohr treten deutlich hervor, jedoch ist, was von letzterem sichtbar wird, wiederum nur die Anlage des primitiven Ohrbläschens. Das Amnion umhüllt den Embryo ziemlich dicht; die vordere Extremität ist in der Zeichnung sichtbar, ob die hintere schon vorhanden war, ist nicht zu erkennen. Dieses Ei, dessen Alter Thomson, offenbar zu hoch, auf 4—5 Wochen schätzt, war 2,7 cm gross und enthielt im Innen eine grosse Höhle, der Embryo betrug 4,5 mm und der Dottersack 3,3 mm.

Aus allen bisher angeführten Beobachtungen, abgesehen von derjenigen von Reichert, ergiebt sich somit, dass die jüngsten menschlichen befruchteten Eier aus dem Uterus rundliche, überall mit Zotten besetzte Bläschen waren. Hieraus folgt, dass, wenn das von Reichert beschriebene Ei mit Bezug auf seine Form und seine Zotten ein normales Gebilde gewesen sein sollte, dasselbe später in der angegebenen Weise Umwandlungen erlitten haben würde.

Embryonen der 4. Woche.

Wir kommen nun zu Embryonen, die durch das deutliche Gestieltsein des Nabelbläschens und das bestimmte Hervortreten der Extremitäten ganz bestimmt von den bisher beschriebenen sich unterscheiden und sicher nicht jünger als $3^1/_2$ Wochen sind. Solcher Embryonen sind schon so viele beobachtet, dass es nicht mehr möglich ist, alle Fälle einzeln durchzugehen und beschränke ich mich daher auf folgende Darstellungen, indem ich mit Bezug auf andere Erfahrungen namentlich auf Ecker's *Icon. phys.* und dann auch auf Erdl's Abbildungen verweise.

Embryo von Thomson.

Fig. 232 zeigt einen solchen Embryo nach einer nicht edirten Zeichnung von Thomson, dessen einzelne Theile auch ohne ausführliche Beschreibung verständlich sein werden. Thomson schätzt diesen Embryo, der, die Krümmung mitgerechnet 11 mm maass, auf 4—5 Wochen. Der Dottersack betrug 4,5 mm. Einen ähnlichen sehr zierlichen Embryo von 13 mm Länge aus der 4. Woche habe ich bereits in der ersten Auflage dieses Werkes abgebildet (s. Fig. 233). Dieser Embryo hatte einen grossen, auf der linken Seite gelegenen Dottersack mit einem ganz

Embryo von Kölliker.

Kiemenbogen, hinter dem noch zwei kleinere sichtbar sind. Spalten sind drei deutlich, zwischen dem 1. und 2., 2. und 3. und 3. und 4. Bogen; *f* Anlage der vordern Extremität; *g* primitives Ohrbläschen; *h* Auge; *i* Herz.

kurzen Stiele, der in der Abbildung nicht dargestellt ist, ferner Amnion und Nabelstrang gut ausgebildet. Am Kopfe waren nur noch 3 Kiemenbogen sichtbar und der 3. auch nur in der Ansicht von unten (Fig. 233 *k*3). Ebenso waren nur noch die zwei vordersten Kiemenspalten da und der Mund eine grosse quere Spalte, über der die Geruchsgrübchen ohne alle

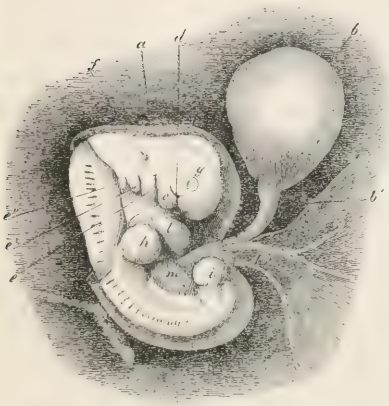


Fig. 232.

Fig. 233.

Fig. 232. Menschlicher Embryo der vierten Woche, nach einer nicht edirten Zeichnung von Thomson vergr. dargestellt. *a* Amnion, das am Rücken in einer gewissen Ausdehnung entfernt ist; *b* Dottersack; *b'* Dottergang; *c* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *d* Oberkieferfortsatz desselben; *e*, *e' e''* zweiter bis vierter Kiemenbogen; *f* primitives Ohrbläschen; *g* Auge; *h* vordere, *i* hintere Extremität; *k* Nabelstrang mit kurzer Amnionscheide; *l* Herz; *m* Leber.

Fig. 233. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 13mm Länge, vergr. 1. in der Seitenansicht. Das Nabelbläschen, das einen ganz kurzen Stiel hatte, $^2/_3$ der Grösse des Embryo besass und auf der linken Seite seine Lage hatte, ist nicht dargestellt. 2. Kopf desselben Embryo von unten. *a* Auge; *n* Nasengrübchen; *o* Oberkieferfortsatz; *u* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *b* leichte Erhebung, die die Stelle des Labyrinthes andeutet; *v* rechte Vorkammer; *k* Kammer; *l* Leber; 1 vordere, 2 hintere Extremität; *s* schwanzartiges Leibesende; *m* Mundspalte; *k* 2 zweiter, *k* 3 dritter Kiemenbogen; *u v* untere Vereinigungshaut, hier als Bekleidung des Herzens erscheinend, das abgeschnitten ist; *a* in Fig. 2 Aorta; *r* Mark, etwas verzerrt. Die Gegend zwischen den letztgenannten zwei Theilen in 2. nicht ausgezeichnet, weil hier eine Nadel zur Fixirung durchgestossen war.

Verbindung mit der Mundspalte zu sehen waren. Der Kopf war stärker entwickelt als bei den bisher geschilderten Embryonen, und die ganze Leibeskrümmung, auch die Schwanzkrümmung sehr gut ausgeprägt. Zwei ähnliche Embryonen von 25—28 Tagen hat auch Coste (Pl. III und III *a*) beschrieben, deren Bau ich noch etwas ausführlicher schildern will. Die äussere Eihaut oder das Chorion, das nur von Einem derselben in natürlicher Grösse abgebildet ist, hatte 17,6 mm im Durchmesser, während der Embryo, im gekrümmten Zustande gemessen, 9 mm, in Wirklichkeit etwa 13 mm, der Dottersack 4,5 mm betrug. Der Embryo des zweiten Eies (bei Coste Pl. III *a*) zeigte folgendes Verhalten (Fig. 234). Der Kopf ist sehr gross, die Gegend des Mittelhirns ragt stark hervor und an der Stirn sieht man die zwei Blasen des grossen Hirns durchschimmern. Der Mund ist eine unförmliche Oeffnung, welche jetzt mit den Nasengruben (Fig. 234,3) in Verbindung getreten ist, die seitlich über ihm sich befinden, und vorn vom Stirnfortsatze, seitlich von den Oberkieferfortsätzen des ersten Kiemenbogens und nach hinten von den vereinigten Unterkieferfortsätzen (*s*) desselben Kiemenbogens begrenzt werden, welche letzteren schon einen Unterkiefer darstellen. Kiemenbogen sind immer noch vier (?) vorhanden, von denen jedoch in der Ansicht von vorn, ausser dem eben erwähnten ersten, nur noch der zweite (*b*) und der dritte (*b''*) sichtbar sind, wogegen der vierte, ebenso wie die vier (?) vorhandenen Spalten nicht zum Vorschein kommen. Von dem noch ungefärbten Auge (*n*) erscheint ein kleiner Theil, dagegen ist das Ohrbläschen, das wie in dem Embryo von Thomson sich verhält, nicht sichtbar. Das Herz hat schon ziemlich die Form, die es später im Wesentlichen beibehält;

Embryo von Coste von 25—28 Tagen.

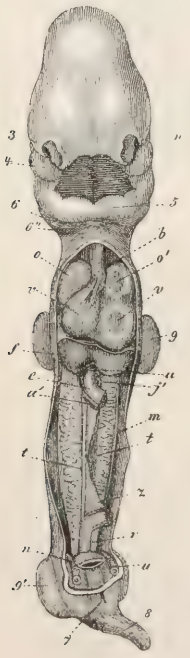


Fig. 234.

Fig. 234. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen, nach Coste gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vordern Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes. *n* Auge; 3 Nasenöffnung; 4 Oberkieferfortsatz; 5 vereinigte Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens oder primitiver Unterkiefer; 6 zweiter, 6'' dritter Kiemenbogen; *b Bulbus aortae; o, o'* Herzohren, *v v* rechte und linke Kammer; *u Vena umbilicalis* unter der Leber *f*; *e* Darm; *a' Arteria omphalo-mesenterica;* j' *Vena omphalo-mesenterica; m* Wolff'scher Körper; *t* Blastem der Geschlechtsdrüse; *z mesenterium*; *r* Enddarm; *n Arteria, u Vena umbilicalis;* 7 Oeffnung der Kloake; 8 Schwanz, 9 vordere, 9' hintere Extremität.

man sieht die Aorta und den *Bulbus aortae* (*b*), die mit den Herzohren (*oo'*) und Kammern (*v v'*, alle ganz oberflächlich liegen und nur von einer dünnen Haut bedeckt sind, die in der Fig. 234 weggenommen ist. Unter und hinter dem Herzen, und hinter dem Herzbeutel, welche noch die ganze Breite der Brust einnehmen und die noch ganz rudimentären Lungen bedecken, erkennt man die etwas grössere zweilappige Leber (*f*, mit dem Stamme der beiden Umbilicalvenen (*u*) in dem Einschnitte derselben. Die Wolff'schen Körper oder Urnieren (*m*) sind zwei lange schmale Körper, welche noch die ganze Länge des hinteren Abschnittes der Leibeshöhle einnehmen und von der Leber bis ganz rückwärts in die Beckenbucht sich erstrecken; die Drüsenkörper sind aus gewundenen Kanälchen zusammengesetzt, und an ihrer Aussenseite bemerkt man den geraden Ausführungsgang, der nach Coste in das Ende des Darmes oder die sogenannte Kloake mündet, während an ihrer Innenseite schon ein Blastemstreifen (*t*) sichtbar ist, aus dem die Geschlechtsdrüsen sich entwickeln, dessen mittlerer Theil in der Figur abgeschnitten ist. Der Darmkanal (*r*) stellt einen einfachen geraden Schlauch dar, der gegen den Nabelstrang zu eine leichte Schleife oder einen leichten Vorsprung bildet.

In dieser ganzen Gegend, soweit der Darm diesen Vorsprung bildet, der in der Figur nicht dargestellt ist (s. die Fig. 235), ist auch das Mesenterium (*z*) schon vorhanden und beiläufig auf der Höhe des Vorsprunges beginnt der Dottergang, *Ductus omphalo-mesentericus*, der an seinem Anfange eine kleine Erweiterung darbietet und dann leicht gewunden bis zum Dottersacke oder dem Nabelbläschen sich fortsetzt. Längs des Dotterganges verläuft die *Arteria omphalo-mesenterica dextra* (*a'*), während die linke Arterie nun obliterirt ist, und vom Dottersacke zurück kommt nur Eine der früher vorhandenen zwei Venen, und zwar die linke *V. omphalo-mesenterica* (*f'*). Auf dem Dottersacke zeigt sich ein hübsches Gefässnetz, das mit den oben erwähnten Gefässen zusammenhängt. Am hinteren Ende des Embryo erkennt man den abgeschnittenen Stiel der Allantois; in der Mitte des Stiels aber eine Oeffnung, welche dem Theile des Urachus angehört, der später zur Blase wird; auf jeder Seite liegen symmetrisch zwei Gefässe, nach vorn die zwei *Venae umbilicales* (*u*), von denen die rechte, die später zu Grunde geht, schon schwächer ist, und nach hinten, d. h. gegen die Beckenhöhle zu, zwei *A. umbilicales* (*n*). Alle diese Theile, die vier Gefässe und den Urachus, umgiebt eine bindegewebige Masse, die, ursprünglich nichts anderes als die bindegewebige äussere Hülle des Stieles der Allantois, nach und nach eine erhebliche Dicke gewinnt und dann später als eigenthümliches sulziges oder gallertiges Gewebe er-

scheint, welches im Nabelstrange die Gefässe desselben umhüllt. Die Extremitäten (9,9′) sind einfache kurze Stummel und das hintere Leibesende läuft in eine spitze, schwanzartige Verlängerung aus, die an die Verhältnisse der Thierembryonen erinnert. Eine Afteröffnung oder, wie man sie besser nennt, eine gemeinschaftliche Oeffnung des Darm-, Harn- und Geschlechtsapparates ist deutlich sichtbar (7), umgeben von zwei leichten Genitalwülsten, den Uranlagen der äussern Genitalien. Das Amnion lag dem Embryo nicht mehr ganz dicht an und war auch etwas Amnionwasser vorhanden. Um den Nabelstrang bildete dasselbe nun eine deutliche Scheide, die jedoch nicht ganz bis zum Chorion sich erstreckte und den Dottergang wie zu einer kleinen Oeffnung heraustreten liess. Zwischen dem Embryo sammt dem Amnion und dem Chorion befand sich, wie in allen solchen jungen Eiern, ein ziemlich weiter, mit Flüssigkeit gefüllter Raum, in dem der Dottersack frei enthalten war, die von mir sogenannte Blastodermahöhle. Das den Embryo rings umhüllende Chorion war an seiner ganzen Innenfläche, nicht bloss an der Stelle, welche als Placentarstelle erscheint, von den Nabelgefässen reichlich versorgt und trug aussen hübsch verästelte Zotten. Nach eigenen Untersuchungen kann ich mittheilen, dass die Zotten solcher 4 Wochen alter Eier nicht mehr wie früher bloss von der Epithelialschicht des Chorion oder der serösen Hülle gebildet werden, sondern nun auch einen bindegewebigen Strang mit Blutgefässen zeigen, der von der inneren Lamelle des Chorions abstammt.

Embryonen der 5. Woche.

Zur Vervollständigung des Bildes beschreibe ich nun noch menschliche Embryonen aus der fünften und aus der sechsten Woche. In der fünften Woche, zwischen dem 28 und 35 Tage beginnt der Embryo, der bis dahin mit Kopf und Schwanz stark zusammengekrümmt war, nach und nach sich zu strecken, immerhin ist auch am Anfange der sechsten Woche die Biegung noch sehr ausgesprochen. Zugleich schliessen sich die Kiemenspalten mit Ausnahme der ersten, deren Eingang zur äussern Ohröffnung sich gestaltet; der Kopf wird grösser und die Extremitäten länger und gegliedert. Einzelnheiten anlangend, so zeigt die nachstehende Fig. 235 einen Embryo von 35 Tagen, nach Coste, von vorn. Der ganz nach hinten gelegene Nabelstrang ist immer noch kurz und dick; statt der früheren vier Allantois- oder Umbilicalgefässe enthält derselbe jetzt nur noch drei, nämlich zwei *Arteriae umbilicales* (*nn*) und die frühere linke Vene gleichen Namens (*u*), indem die rechte Vene geschwunden ist. In den Nabelstrang hinein geht bruchartig eine lange Schleife des Darmkanals, welche vom ganzen Dünndarme und dem Anfange des Dickdarmes gebildet wird, dessen Coecum durch eine leichte Ausbuchtung nahe der Mitte des hinteren Schenkels der Schleife schon

Embryo von Coste von 35 Tagen.

angedeutet ist. Vom Scheitel oder der Umbiegungsstelle der Darmschleife aus, die in der Fig. 235 auf die rechte Seite geschlagen ist, setzt sich der Dottergang (x) als ein dünner Strang fort, der, nachdem er den Nabelstrang durchlaufen, noch eine Strecke weit zwischen Amnion und Chorion hinzieht, und dann in den Dottersack (Nabelbläschen) übergeht, dessen Gefässe sich ganz ebenso verhalten, wie in den Embryonen der vierten Woche, nur dass jetzt Aeste der *Art. omphalo-mesenterica* zur Darmschlinge sichtbar sind, aus denen später die *Arteria mesenterica superior* sich bildet. Ausserdem zeigt der Nabelstrang in seiner ganzen Länge den noch hohlen Urachus, der in der Gegend der Insertion des Nabelstranges an dem Chorion blind endigt und auf der andern Seite durch eine leichte Erweiterung, die Anlage der Harnblase mit dem Mastdarme communicirt. Das Amnion ist schon eine ziemlich geräumige Blase mit mehr Flüssigkeit und erfüllt nun den Raum des Chorions fast ganz, welches letztere immer noch überall mit Zotten besetzt ist, von denen jedoch die der späteren Placentarstelle schon etwas stärker ausgebildet sind. Was den Embryo selbst betrifft, so ist das Gesicht mehr ausgebildet, der Stirnfortsatz grösser und mit dem Oberkieferfortsatze des ersten Kie-

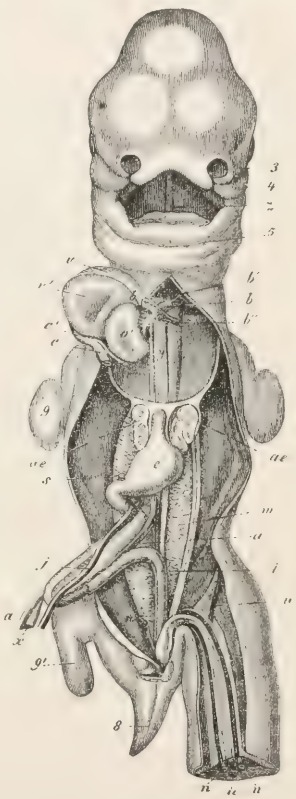


Fig. 235.

Fig. 235. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste. 3 linker äusserer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b Bulbus aortae; b'* erster bleibender Aortenbogen, der zur *Aorta ascendens* wird; *b''* zweiter Aortenbogen, der den *Arcus aortae* gibt; *b'''* dritter Aortenbogen oder *Ductus Botalli; y* die beiden Fäden rechts und links von diesem Buchstaben sind die eben sich entwickelnden Lungenarterien; *c'* gemeinsamer Venensinus des Herzens; *c* Stamm der *Cava superior* und *Azygos dextra; c''* Stamm der *Cava sup.* und *Azygos sinistra; o'* linkes Herzohr; *v* rechte, *v'* linke Kammer; *ae* Lungen; *e* Magen; *j Vena omphalo-mesenterica sinistra;* s Fortsetzung derselben hinter dem *Pylorus*, die später Stamm der Pfortader wird; *x* Dottergang; *a Art. omphalo-mesenterica dextra; m* Wolff'scher Körper; *i* Enddarm; *n Arteria umbilicalis; u Vena umbilicalis;* 8 Schwanz; 9 vordere, 9' hintere Extremität. Die Leber ist entfernt.

menbogens fast vereint, so dass die Nasenöffnung von der Mundöffnung mehr geschieden ist. In der Mundhöhle sieht man die Zunge. Die Kiemenspalten sind bis auf die erste (Ohröffnung) geschwunden und von den Kiemenbogen ausser den ersten (Unter- und Oberkiefer) nur noch der 2. und 3. als Querwülste angedeutet. Die Augen sind gefärbt und ragen mehr hervor, von dem Gehörbläschen dagegen ist nichts mehr sichtbar.

Die Extremitäten sind weiter in der Entwicklung vorangeschritten und erkennt man an den vordern die Andeutungen der Hand und leiche Kerben für die Finger. Zu beiden Seiten und vor der Oeffnung des Mastdarmes oder der Kloake sind zwei Wülste und eine Furche zwischen ihnen jetzt ganz deutlich, die Anlagen der äussern Genitalien. Die Leber, die in der Fig. 235 entfernt ist, ist grösser geworden, und das Herz mehr ausgebildet. Die Wolff'schen Körper, etwas verkümmert, aber doch noch gross, zeigen an ihrer äussern Seite den Ausführungsgang und den sogenannten Müller'schen Faden, der später genauer geschildert werden wird, an der innern Seite in Form eines weissen Streifens die Anlage der Geschlechtsdrüsen. Von den Lungen (*ae*) sieht man die erste Andeutung zu beiden Seiten der Speiseröhre vor dem Magen (*e*), der jetzt sammt dem Duodenum schon kennbar ist. — Ein schwanzartiger Anhang (8) ist immer noch da.

Embryonen der 6. Woche.

Menschliche Eier und Embryonen der sechsten Woche, von denen bei Coste (Pl. V, *a*) einer von 40 Tagen in seiner inneren Organisation dargestellt ist, charakterisiren sich denen der fünften Woche gegenüber namentlich durch folgendes. Der Körper ist mehr gestreckt und der Kopf relativ grösser. Der Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens und der Stirnfortsatz haben sich an einander gelegt und ist das Nasenloch von der Mundöffnung ganz getrennt. Die Nase beginnt etwas vorzutreten, doch ist das Gesicht ganz platt, der Mund ungemein weit. Die äussere Ohröffnung steht höher, in Einer Linie mit dem Mundwinkel, und ist schon etwas eckig mit leichtgewulsteten Rändern. Brust und Bauch treten ungemein stark vor und zeigt letzterer den Nabel schon mehr in der Mitte. Die Extremitäten zeigen ihre drei Abschnitte deutlich und sind auch am Fusse die Zehen angedeutet, doch lange nicht so bestimmt wie bei der Hand, an der übrigens die Fingerrudimente immer noch wie durch Schwimmhäute vereint sind. An der Urogenitalöffnung erscheint die Andeutung der Geschlechtswülste etwas bestimmter, das hintere Leibesende tritt nicht mehr säugethierartig hervor. Mit Bezug auf die innere Organisation dieser Embryonen ist nur folgendes hier anzuführen. Die Wolff'schen Körper sind sehr verkümmert und nehmen nur noch einen kleinen Raum im hinteren Abschnitte der

Bauchhöhle ein, dagegen sind an ihrer innern und hinteren Seite die Geschlechtsdrüsen, deren besondere Natur jedoch noch nicht zu erkennen ist, die Nieren und Nebennieren zu sehen. Die Leber ist ungemein gross und blutreich, ebenso treten die Lungen mehr vor, liegen aber noch ganz nach hinten und unten von dem Herzen und der Leber. Der Darm bildet eine einfache aber längere Schleife, deren grösster Theil im Nabelstrange drin liegt und die nun ganz bestimmt am hinteren Schenkel der Schleife, nicht weit von der Stelle, wo der Dottergang mit dem Darme sich vereint, das Coecum zeigt. Die Eihüllen sind, abgesehen von der etwas beträchtlicheren Grösse des Eies, im Wesentlichen wie in der fünften Woche.

Hiermit schliesse ich die Betrachtung menschlicher Eier und Embryonen für einmal ab, mit der Bemerkung, dass Vieles, was mit Bezug auf den Bau und die Leibesform, sowie auf die Beschaffenheit der Eihüllen noch nicht zur Besprechung kam, später nachgeholt werden wird. Eine ausführliche Schilderung des Baues und der Gestalt älterer Embryonen liegt nicht im Plane dieses Werkes und verweise ich in dieser Beziehung vor Allem auf die Physiologie von Wagner-Funke, die Eingeweidelehre von Huschke, die Anatomien von E. H. Weber und von Quain-Sharpey und die embryologischen Werke von Valentin, Bischoff und Erdl (Nr. 1).

§ 26.

Eihüllen des Menschen im Allgemeinen, Chorion, Amnion, Vesicula umbilicalis, Vera, Reflexa.

Es ist im vorigen § zu wiederholten Malen von den fötalen Eihüllen des Menschen die Rede gewesen, ohne dass es möglich war, eine zusammenhängende Schilderung der wichtigsten derselben, nämlich des Chorion, zu geben. Ebensowenig ist die Entstehung dieser Hüllen und ihr Verhalten in den späteren embryonalen Monaten bis anhin geschildert worden und erscheint es nun an der Zeit, sowohl diese Verhältnisse, als auch die Einrichtungen im Uterus zur Hegung des Eies ausführlich darzustellen. Des besseren Verständnisses halber beschreibe ich zuerst das Verhalten aller Eihäute in der zweiten Hälfte und am Ende der Schwangerschaft.

Eihüllen in der Mitte der Schwangerschaft.

Oeffnet man einen Uterus aus dem vierten Schwangerschaftsmonate, so findet man in der Höhle desselben eine umfangreiche Blase, die an einer Seite an der Wand des Uterus festsitzt und die Höhlung ziemlich erfüllt. Diese Blase, welche das Ei enthält, die in dem schematischen

Durchschnitte Fig. 236 aus einer etwas früheren Zeit dargestellt ist, wird nicht bloss von den fötalen Bildungen, sondern auch von einer Hülle dargestellt, welche vom Uterus aus über dieselben herübergeht und als dünne, durchscheinende Membran den ganzen nicht am Uterus festsitzenden Theil des Eies umschliesst. Diese Membran (Fig. 236 *dr*), die man umgeschlagene hinfällige Haut, *Membrana decidua* s. *caduca reflexa* nennt, geht da, wo das Ei festsitzt, einfach in die innere Oberfläche des Uterus über und hängt mit dieser zusammen. Die Höhle des Uterus selbst ist in dieser Periode vom Eie schon ganz eingenommen, im zweiten und dritten Monate jedoch findet sich zwischen Ei und Uterus ein etwelcher Zwischenraum, den man sich übrigens nicht so gross zu denken hat, wie er in der schematischen Zeichnung erscheint; auch ist derselbe nicht, wie manche Autoren angegeben haben, von einer besonderen Flüssigkeit (Hydroperione, Breschet) erfüllt, sondern enthält Nichts als etwas Schleim. Die Einmündungsstellen der Tuben sind entweder beide, oder bloss eine offen, je nach dem Sitze des Eies; das *Orificium uteri internum* ist ebenfalls offen, der *Canalis cervicis* dagegen durch einen Schleimpfropf, eine Ausscheidung der Gruben der *Plicae palmatae* verlegt. Die Schleimhaut des Uterus selbst (*dv*) ist in der ganzen Höhle des Körpers des Organes von erheblicher Dicke und eigenthümlicher Beschaffenheit, und führt jetzt den Namen *Membrana decidua* s. *caduca vera*, wahre hinfällige Haut. Beide *Membranae deciduae* setzen sich auch auf den Theil des Uterus fort, an welchem das Ei durch das Chorion festgewachsen ist, und bilden hier den Mutterkuchen, *Placenta uterina* oder die *Membrana decidua serotina* der Autoren (Fig. 236 *plu*), welche in noch zu schildernder Weise mit der *Placenta foetalis*, dem Frucht-

Decidua reflexa.

Decidua vera.

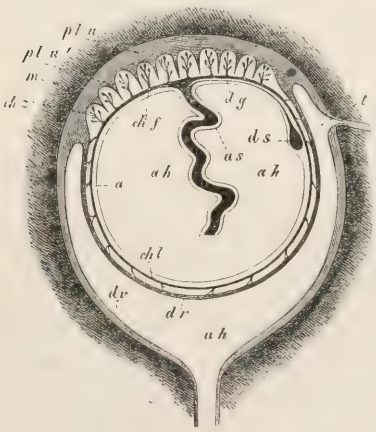


Fig. 236.

Placenta uterina.

Placenta foetalis.

Fig. 236. Eihüllen des Menschen in situ, schematisch dargestellt. *m* Muscularis des Uterus nicht ausgezeichnet; *dv Decidua vera; plu Placenta uterina*, äussere Schicht; *plu'* innere Lage derselben mit Fortsätzen zwischen die Chorionzotten *chz* hinein; *dr Decidua reflexa; chl Chorion laeve; chf Chorion frondosum* mit den Zotten *chz* die *Placenta foetalis* darstellend; *a* Amnion; *ah* Amnionhöhle; *as* Amnionscheide für den Nabelstrang; *dg* Dottergang; *ds* Dottersack; *t* Oeffnung einer Tuba; *ah* Höhle des Uterus, zu geräumig dargestellt.

kuchen, zusammenhängt und mit derselben die Gesammtplacenta oder den Mutterkuchen im weiteren Sinne bildet. Untersucht man das Innere des Eies, so findet man zunächst, dicht anliegend an der *Decidua reflexa* und an der *Placenta uterina*, das Chorion oder die Zottenhaut des Eies, welches eine vollkommene Blase bildet. Das Chorion muss jetzt in zwei Theile zerfällt werden, einen Theil, welcher mit sehr dichten, reich verästelten, baumförmigen Zotten besetzt ist, *Placenta foetalis* oder *Chorion frondosum* (*chf*), und durch diese Zotten aufs innigste mit der *Placenta uterina* zusammenhängt, und einen zweiten Theil, das glatte Chorion, *Chorion laeve* (*chl*), das glatt zu sein scheint, bei genauerer Besichtigung dagegen auch kleine Zotten zeigt, die jedoch, mit Ausnahme des Placentarrandes, in ziemlich weiten Abständen stehen und wenig verästelt sind, und daher auf den ersten Blick dem Auge sich entziehen. Diese Zöttchen haften an und in der *Decidua reflexa* und verbinden diese und das Chorion wie kleine faserige Fäden. Auf das Chorion folgt das Amnion oder die Schafhaut, jedoch befindet sich zwischen beiden Gebilden eine gallertige Lage, die an Spirituspräparaten wie eine weiche Haut erscheint, die sogenannte *Membrana intermedia* (*Magma réticulé Velpeau*), die in den einen Fällen nichts anderes ist als ein eingedickter Rest der ursprünglich in bedeutender Menge zwischen dem Amnion und Chorion befindlichen eiweisshaltigen Flüssigkeit, in anderen Fällen dagegen die Natur von gallertiger Bindesubstanz besitzt und dann in sehr verschiedener Menge vorhanden sein kann. Das Amnion kleidet zusammen mit dieser Gallerte die ganze innere Oberfläche des Chorion aus und setzt sich an der Placenta auf den schon ziemlich langen Nabelstrang fort, um so eine Scheide für dieses Gebilde darzustellen, und endet dann am Nabel in Verbindung mit der Haut des Embryo. An der Insertionsstelle des Nabelstranges an der Placenta, findet sich unter dem Amnion wie eine kleine Oeffnung, aus welcher der Dottergang (*dg*) hervortritt, und zwischen Chorion und Amnion weiter verläuft, um in verschiedener Entfernung von der Insertion des Nabelstranges in den Dottersack oder das Nabelbläschen (*ds*) einzumünden. Die grosse vom Amnion umschlossene Höhle ist mit dem Fruchtwasser (Schafwasser) erfüllt, in welchem der Embryo frei seine Lage hat.

Chorion. Zottenhaut. — *Placenta foetalis.* — *Chorion laeve.* — Amnion. — *Membrana intermedia.* — Dottergang. — Dottersack. — Fruchtwasser.

Ich wende mich nun zu einer genaueren Betrachtung der Eihüllen, und beabsichtige ich das Verhalten derselben in der ganzen zweiten Hälfte der Schwangerschaft im Zusammenhange zu schildern.

Vom Chorion, der äussersten fötalen Hülle, wird der wichtigste Theil, die *Placenta foetalis*, im nächsten § beschrieben werden, und ist daher nur das *Chorion laeve* zu besprechen. Dasselbe ist eine dünne.

Fötale Eihüllen. Chorion. — *Chorion laeve.*

weissliche, durchscheinende, bindegewebige Haut ohne Blutgefässe, welche durch spärliche, wenig verästelte, kürzere oder längere Zöttchen, deren Menge in der Nähe des Placentarrandes am bedeutendsten ist und die natürlich auch gefässlos sind, mit der Reflexa verbunden erscheint, jedoch ziemlich gut von derselben sich trennen lässt. Bezüglich auf den Bau, so besteht das *Chorion laeve* aus einer Bindesubstanz mit sternförmigen und spindelförmigen Zellen, die je länger, je mehr die Natur des faserigen Bindegewebes annimmt und am Ende der Schwangerschaft wirklich diesen Namen verdient. An der äusseren Fläche der Haut befindet sich in den mittleren Monaten der Schwangerschaft ein einfaches Pflasterepithel, welches auch noch am Ende der Schwangerschaft sich vorfindet und in den meisten Fällen eine mehrschichtige Lage darstellt, deren Zellen gewöhnlich in mehr oder weniger weit vorgeschrittener Fettmetamorphose sich finden. Mehrschichtig ist auch nach meinen Erfahrungen das Epithel auf den Zotten des *Chorion laeve*, und zwar stellenweise so verdickt, dass dasselbe aus vielen Lagen von Zellen besteht. Mit der Reflexa ist übrigens das Epithel des *Chorion laeve* so innig verbunden, dass selbst auf feinen Durchschnitten die Grenzen desselben nicht immer mit Sicherheit wahrnehmbar sind. Um so deutlicher ist dasselbe an Flächenansichten und verdient mit Hinsicht auf das Epithel der Chorionzotten Erwähnung, dass die Zellengrenzen hier äusserst scharf gezeichnet sind.

Gallertgewebe zwischen Chorion und Amnion.

Auf das Chorion folgt nach innen das oben erwähnte Gallertgewebe, das unmöglich auf den Namen einer Haut Anspruch machen kann. Wenn dasselbe in einigermaassen grösserer Menge vorhanden ist, so zeigt dasselbe die Organisation des gallertartigen Bindegewebes, wie zuerst B. Schultze (Nr. 223 S. 7) und Ch. Robin im Jahre 1861 nachgewiesen haben (l. i. c.) und besteht aus mannigfach gestalteten sternförmigen Zellen mit gallertartiger Zwischensubstanz und auch aus vereinzelten Faserbündeln und amoeboiden Zellen (Winkler). Robin betrachtet dieses Gewebe als einen Abkömmling des Allantoisbindegewebes, ebenso wie die Wharton'sche Sulze, mit anderen Worten als zum Chorion gehörig, und scheint auch mir diese Auffassung viel für sich zu haben. Eine andere Möglichkeit ist die, dass dasselbe zum Amnion gehöre, oder aus in den Raum zwischen Chorion und Amnion eingewanderten Zellen und einem Transsudate sich aufbaue.

Amnion.

Das Amnion zeigt an der der Höhlung zugewendeten Seite ein Pflasterepithel, dessen Elemente am Amnion selbst in einfacher Schicht angeordnet sind und im Allgemeinen bei einer Dicke von 11—15μ, 11—19μ, in den Extremen 7—30μ Breite besitzen und somit eher als Pflasterzellen zu bezeichnen sind. Doch habe ich auch ausgezeichnete

Cylinderzellen auf dem menschlichen Amnion in der Nähe der Insertion des Nabelstranges gesehen in einem Falle, wo auch viele der gleich zu erwähnenden Carunkeln vorkamen. Köster (Nr. 123 S. 30) nennt das Epithel des Nabelstranges geschichtet, und auch ich muss dieser Angabe mich anschliessen, indem hier, abweichend von dem übrigen Amnion, neben einer unteren Lage von gewöhnlichen Pflasterzellen mindestens noch Eine oberflächliche Schicht grosser Schüppchen vorhanden ist, so dass der Bau mehr an den der Epidermis erinnert. Am Nabelstrange findet Köster zwischen den tieferen Epithelzellen Stomata (l. c. Taf. II Fig. 11), und ähnliche Bildungen beschreibt Winkler von der Amnionmembran, Verhältnisse, die am frischen und versilberten Amnion leicht zu beobachten, aber schwieriger zu deuten sind, letzteres um so mehr, als, wie schon H. Müller wusste (Nr. 157 S. 49), nicht selten auch scharf begrenzte Höhlen in den Amnionzellen auftreten. Wenigstens habe ich noch nicht die bestimmte Ueberzeugung zu gewinnen vermocht, dass es sich in diesen Fällen um wirkliche Lücken zwischen unveränderten Zellen handle. Auch vielkernige Zellen sah H. Müller (l. c.), später auch Winkler im Amnionepithel. — Das Amnionepithel wird getragen von einer dünnen Lage Bindesubstanz, die wesentlich ebenso sich verhält wie die des Chorion, nur dass sie spärlichere und zartere Zellen enthält und namentlich dicht unter dem Epithel zellenfrei und mehr homogen ist. Ausserdem glaubt Winkler hier auch Saftkanälchen annehmen zu sollen, deren Ausläufer gegen die Stomata zu führen, unter welchem Namen nichts anderes gemeint ist, als was Andere als sternförmige Bindesubstanzzellen bezeichnen. Die Bindesubstanzlage des Amnion entspricht der mit Muskelfasern versehenen Schicht des Amnion des Hühnchens, und sie ist es, die am Nabel unmittelbar in die Cutis sich fortsetzt, wobei jedoch zu bemerken ist, dass beim Menschen der Uebergang nicht genau an der Insertion des Nabelstranges am Bauche, sondern einige (7—9) Millimeter davon entfernt am Nabelstrange selbst sich macht. In diesem Bezirke enthält auch der Nabelstrang wirkliche Capillaren. Bei gewissen Thieren, wie z. B. bei Kalbsembryonen, hat, beiläufig bemerkt, die Scheide des Nabelstranges auf grössere Entfernungen vom Bauche (2—4 Cm.) noch die Beschaffenheit der äussern Haut. Das Amnionepithel der Wiederkäuer zeigt auch stellenweise grössere zottenähnliche Bildungen, welche sogenannten Amnioncarunkeln von H. Müller auch beim Menschen aufgefunden wurden (l. c.). Dieselben sitzen hier fast constant an der Uebergangsstelle des Amnion auf den Nabelstrang in wechselnder Menge und sind einfache Epithelwucherungen mit verhornten obern Zellen von kegelförmiger oder plattenförmiger Gestalt bis zu 2 und 3 mm Breite,

die als locale Wucherungen des Amnionepithels aufzufassen sind. Diese Gebilde entstehen so, dass unter dem gewöhnlichen Amnionepithel kleinere Zellen sich bilden, die wuchernd eine immer dickere Masse erzeugen, deren obere Zellen zu Plättchen sich umgestalten und von der endlich die unveränderten ursprünglichen Amnionzellen sich ablösen, wie diess Winkler im Wesentlichen richtig dargestellt hat (Nr. 263), nur dass ich seine Deutung der Entstehung der ersten Zellen dieser Bildungen für nicht erwiesen halte.

Liquor amnii. Fruchtwasser.

Die Höhle des Amnion enthält das Amnionwasser oder Schafwasser, welches, was seine Menge anlangt, bei verschiedenen Individuen und in den verschiedenen Zeiten der Schwangerschaft verschieden sich verhält. Letzteres anlangend, so ist der *Liquor amnii* im 5. und 6. Monate am reichlichsten und kann bis zu zwei Pfund betragen, gegen Ende der Schwangerschaft nimmt derselbe wieder ab und ist meist nur noch etwa zu 1 Pfund vorhanden. Die chemischen Verhältnisse sind besonders von C. Vogt, Rees, Scherer (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I S. 88, Würzburger Verh. Bd. II S. 2), Majewski (Nr. 146) und Tschernow (Nr. 238) untersucht worden, wobei sich ergeben hat, dass das Fruchtwasser alkalisch reagirt und sich im Allgemeinen wie ein verdünntes Blutserum verhält, beim reifen Embryo nur etwa 1% feste Bestandtheile enthält, dagegen in früheren Monaten etwas concentrirter ist. Bei Herbivoren ist nach Majewski das Amnionwasser gerade umgekehrt in späteren Zeiten reicher an festen Bestandtheilen. Von organischen Materien hat man immer Eiweiss gefunden, ausserdem Harnstoff, unzweifelhaft von den Nieren abstammend (nach Tschernow bei Thieren endosmotisch aus der Allantoisflüssigkeit), den Majewski in zwei Fällen beim Menschen zu 0,34% und 0,42% bestimmte. Traubenzucker findet sich, wie Bernard zuerst angab, im Fruchtwasser von Herbivoren, spärlicher nach Tschernow in dem von Fleischfressern, nicht beim Menschen (Majewski), wo jedoch Tschernow ihn gefunden.

Herkunft des *Liquor amnii.*

Die Herkunft des Amnionwassers anlangend, so beweisen die eierlegenden Vögel und Reptilien, die ein Amnion und Amnionwasser besitzen, unwiderleglich, dass der *Liq. amnii* vom Fötus gebildet werden kann, und ist es in hohem Grade wahrscheinlich, dass diess auch beim Menschen geschieht. Die Quellen wären in diesem Falle einmal die Haut, die namentlich bei jungen Embryonen ungemein gefässreich ist, und zweitens die Nieren, für deren Betheiligung das Vorkommen von Harnbestandtheilen im *Liq. amnii* spricht, und dann der Umstand, dass, wenn pathologisch die Entleerung des Harns unmöglich ist, Krankheiten der Harnwege entstehen (Virchow). Mit dieser Annahme soll jedoch nicht gesagt sein, dass nicht auch der mütterliche Organismus an der

Bildung des Fruchtwassers sich betheilige, ebenso wie schon die Bildung der Flüssigkeit in der Keimblase von demselben abhängt, und werden für diese Annahme auch die pathologischen Fälle von Hydropsien des Amnion (Hydramnion) aufgeführt. Hierbei wäre meiner Meinung nach vor Allem an die reichlichen Gefässe der *Decidua vera* zu denken, die von dem Zeitpuncte des Verklebens der beiden Deciduae an (s. unten) in eine sehr günstige Lage kommen, um der vermutheten Function vorzustehen.

Dottersack.

Der Dottersack oder das Nabelbläschen, *Vesicula umbilicalis*, ist im vierten und fünften Monate noch ein ganz deutliches rundliches Gebilde von weisser Farbe, welches 7—9—11 mm im Durchmesser besitzt und zwischen Amnion und Chorion in der Gegend der Placenta, jedoch meist ziemlich entfernt von der Insertionsstelle des Nabelstranges gegen den Rand der Placenta zu oder ausserhalb derselben seine Lage hat. Dieses Bläschen, welches im Innern eine geringe Menge von Feuchtigkeit enthält, deren Natur unbekannt ist, besteht aus einer bindegewebigen Hülle und einem deutlichen Pflasterepithel mit fetthaltigen Zellen, zeigt häufig noch Blutgefässe, die *Vasa omphalo-mesenterica*, und bemerkenswerther Weise an seiner inneren Oberfläche kleine, von v. Baer (Entw. II S. 190) zuerst bemerkte Zotten, welche, wie ich zeigte, Gefässe enthalten, und somit an die gefässhaltigen Vorsprünge des Dottersackes tiefer stehender Wirbelthiere erinnern, ohne deren Bedeutung zu besitzen. Ein Stiel ferner, der, soweit er frei liegt, den Dottergang noch erkennen lässt, verbindet das Nabelbläschen mit dem Nabelstrange, in welchem dann die *Vasa omphalo-mesenterica*, wenn sie noch vorhanden sind, weiter bis zum Embryo verlaufen.

Am Ende des Fötallebens ist der Dottersack, wie vor Allem B. Schultze gezeigt hat (Nr. 223), so zu sagen ohne Ausnahme noch vorhanden. Derselbe misst jetzt 4—7 mm, liegt meist ausserhalb des Bereiches der Placenta, oft weit von derselben entfernt, und haftet gewöhnlich am Amnion. Auch der *Ductus omphalo-mesentericus* und in seltenen Fällen (etwa 1mal auf 900 Fälle nach Hartmann, Arch. f. Gynäk. I die Dottersackgefässe sind um diese Zeit in der Nähe des Bläschens noch nachzuweisen. Im Innern des Dottersackes finden sich jetzt Fett und kohlensaure Salze in wechselnder Menge.

Mütterliche Eihüllen. *Decidua vera*.

Von den mütterlichen Eihüllen kleidet die *Decidua vera*, um mit dieser zu beginnen, nicht blos die gesammte Höhle des eigentlichen Uteruskörpers aus, soweit dieselbe nicht von der Placenta eingenommen wird, sondern geht an den Oeffnungen des Uterus auch in die Schleimhäute des Cervix und der Eileiter über, in welcher Beziehung jedoch zu bemerken ist, dass an letzteren — von denen übrigens,

wie erwähnt, die eine Oeffnung durch die Placenta verlegt sein kann — der Uebergang ganz allmälig sich macht, wogegen am *Os uteri internum* die *Decidua vera* meist ziemlich scharf gegen den Cervix abgesetzt ist und mit einem unregelmässig zackigen, wulstigen Rande aufhört, der selbst etwas von der Uteruswand sich abheben kann und dann wie eine besondere Mündung der Decidua erscheint. Ihrer Natur nach ist die *Decidua vera* nichts anderes als die umgewandelte Schleimhaut des Uterus, nicht eine neue Schicht, ein besonderes Exsudat, wie man früher glaubte. Im 4. Monate ist dieselbe nur noch 1—3 mm dick, während sie im 3. Monate bis zu 4—7 mm beträgt, so dass um diese Zeit ungefähr $^1/_4$—$^1/_3$ der Dicke der Gesammtwand des Uterus auf ihre Rechnung kommt. Nichtsdestoweniger ist die Vera auch im 4. Monate noch sehr gefässreich und bemerkt man an ihrer inneren Oberfläche bei frischen Objecten eine grosse Menge von Gefässverästelungen und unter diesen besonders weite Venensinus, die am Rande der Placenta, da, wo die *Decidua vera* in die *Reflexa* übergeht, am entwickeltsten sind, und durch zahlreiche Anastomosen wie einen ringförmigen Sinus, den Randsinus der Placenta, bilden, aber auch an den übrigen Gegenden nicht fehlen.

Randsinus der Placenta.

Das Gewebe der *Decidua vera* anlangend, so ist in Betreff der Oberfläche sicher, dass das frühere Flimmerepithel des Uterus nicht mehr vorhanden ist, dagegen zweifelhaft, ob ein anderes Epithelium an die Stelle desselben tritt, wie z. B. Robin annimmt. Wohl bemerkt man in einzelnen Fällen in der ersten Hälfte der Schwangerschaft da und dort, besonders in der Nähe der Mündungen der Uterindrüsen, ein Pflasterepithel an der Decidua, ich habe jedoch noch keinen Fall gesehen, in dem dasselbe auf grösseren Strecken regelrecht ausgebildet gewesen wäre, und ist vom 5. und 6. Monate an, sobald beide Deciduae mit einander verkleben, sicherlich kein Epithel mehr da. Im Innern der Decidua findet man verschiedene Elemente, vor allem eine mehr amorphe Grundsubstanz, die alle anderen Elemente trägt, unter denen neben den zahlreichen Gefässen und umgewandelten Drüsen runde und spindelförmige Zellen bei weitem die Hauptsache ausmachen. Die runden, von mir zuerst (Erste Auflage S. 140) genauer beschriebenen Zellen, die man, weil sie besonders bezeichnend sind, mit Friedländer Decidualzellen nennen kann, sind schön und gross (bis zu 30 und 40 μ), meist kugelrund, mit scharfen Conturen, wie wenn sie eine besondere Membran besässen und mit deutlichen Kernen und Kernkörperchen. (Man vergl. die von den ähnlichen Zellen der *Decidua menstrualis* gegebene Abbildung in der Arbeit meines Schülers und Freundes Saviotti über die *Decidua menstrualis* (l. i. c.). Dieselben erinnern theils an Knorpelzellen, theils an Epithelialzellen, und zwar an letztere be-

Decidualzellen.

sonders dann, wenn sie Andeutungen polygonaler Begrenzungen zeigen, was hie und da vorkommt. Gegen ihre Deutung als Epithelialzellen spricht jedoch der Umstand, dass sie in allen Schichten der Decidua, auch in den tiefsten, sich finden, ferner auch in den Wandungen der Gefässe vorkommen, wie dies Saviotti an der *Decidua menstrualis* zuerst nachgewiesen hat, endlich auch an den Stellen nicht fehlen, wo umgewandelte Uterindrüsen oder Reste von solchen mit deutlichem Epithel da sind und zwar dicht aussen an den Drüsen. Namentlich die letzten zwei Vorkommnisse sprechen gegen eine Vermuthung, die jedem sich aufdrängt, der weiss, dass die *Decidua vera* in den ersten Wochen der Schwangerschaft so zu sagen aus nichts als aus gewucherten Uterindrüsen besteht, während man von den Epithelien dieser später im Ganzen wenig mehr sieht und sich die Frage vorlegt, was aus denselben wird. Zu diesen Erwägungen kommt dann noch der Umstand, dass später ein guter Theil der Decidualzellen in Spindel- oder Faserzellen sich umwandelt, welche man schon am Ende des ersten Monates neben denselben findet, und zwar sind es, wie Friedländer zuerst angegeben hat (l. i. c.), vor allem die Zellen der tieferen Schichten der Decidua, die diese Umwandlung erleiden, während die Elemente der oberflächlichen Lagen vorwiegend rund bleiben. Es sind übrigens diese Faserzellen ausgeprägte spindelförmige Zellen von verschiedener Form und Grösse, alle mit deutlichen, rundlichen oder länglichrunden Kernen, neben denen nach und nach auch eine mehr weniger deutlich faserige Grundsubstanz auftritt.

Drüsen der *Decidua vera*.

Eine nicht unwichtige Frage ist die, ob die *Decidua vera* in der Mitte der Schwangerschaft noch Uterindrüsen besitze, wie dies Coste vor Jahren angegeben hat, nach welchem diese Drüsen in grosser Zahl sich finden und obschon einfach doch so geschlängelt und zusammengewickelt sind, dass sie denen der Schweissdrüsen ähnliche Drüsenkörper bilden (*Hist. du dével.* Tab. III). Sicher und längst bekannt ist, dass die Vera um diese Zeit, sowie früher schon und später, an ihrer inneren Oberfläche eine Menge von grösseren, von blossem Auge sichtbaren Löchern oder spaltenförmigen Oeffnungen enthält, welche namentlich nach Entleerung der Blutgefässe der ganzen Oberfläche der Haut ein sehr ausgesprochenes siebförmiges Ansehen verleihen. Dagegen habe ich von dem, was Coste abbildet, in der Mitte der Schwangerschaft niemals etwas gesehen. Verfolgt man nun die eben erwähnten Löcher, so kommt man in Gruben, selbst in Kanäle, welche die ganze Dicke der Haut durchsetzen und an dem der Muskelhaut zugewendeten Theile der Haut blind enden, und habe ich schon vor Jahren (Erste Aufl. S. 141, 142) den bestimmten Nachweis geliefert, dass diese Höh-

lungen umgewandelte Uterindrüsen sind, indem ich in einer *Decidua* der 4. Woche neben vielen unveränderten Uterindrüsen auch viele andere fand, welche, ohne ihr Epithel eingebüsst zu haben, in weite, zum Theil buchtige Kanäle umgewandelt waren und zum Theil schon so ziemlich das Ansehen der späteren weiten Räume hatten. Seit dieser Zeit ist den umgewandelten Uterindrüsen der *Decidua vera* von mehreren Seiten, vor allem von Friedländer und von Kundrat und Engelmann und Langhans (ll. i. c.) eine vermehrte Aufmerksamkeit zugewendet worden, und habe auch ich dieselben einer erneuten Untersuchung unterzogen, aus welchen Erfahrungen allen folgendes sich ergeben hat.

1) Die Uterindrüsen erleiden in den ersten Monaten der Schwangerschaft eine ungemeine Vergrösserung und werden einerseits sehr lang, und schlängeln sich, indem sie rascher wachsen als die Schleimhaut sich entwickelt, andrerseits erweitern sie sich auch und werden buchtig.

2) An dieser Zunahme betheiligen sich ursprünglich alle Theile der Drüsen gleichmässig, bald jedoch beschränkt sich die Vergrösserung mehr auf die mittleren und oberen Theile, während die blinden Enden nur wenig zunehmen. In diesem Stadium, das im zweiten Monate beginnt und bis zum 5. und 6. Monate anhält, wird die Oberfläche der Decidua durch die colossal erweiterten Drüsenmündungen siebförmig, ebenso die folgenden Lagen bis zu einer gewissen Tiefe porös, während die mittleren und unteren Lagen bis nahe an die Muskellage heran ein ausgesprochen spongiöses Ansehen gewinnen. In der oberen oder Zellenschicht sind es besonders die oben geschilderten Decidualzellen, welche lebhaft sich vermehrend und auch sich vergrössernd, die grosse Flächenzunahme der Haut besorgen und weniger die Drüsen, welche dadurch auch in weitere Abstände von einander zu stehen kommen. In der spongiösen Lage dagegen sind es umgekehrt die Drüsen, welche ungemein sich vergrössern und fehlt ein mit gleicher Energie wachsendes Element in der Zwischensubstanz, in welcher die Spindelzellen vorwiegen.

3) In den letzten Monaten der Schwangerschaft, sobald einmal die Vera mit der Reflexa verklebt ist und beide Häute zusammen immer dünner werden, verstreichen nicht nur die Drüsenkanäle und Räume in der Zellenschicht der Vera immer mehr, sondern es verödet auch der obere Theil derer der spongiösen Lage, so dass nur noch der tiefere Theil dieser Schicht in seinen früheren Verhältnissen sich erhält. Die blinden Drüsenenden sind in dieser Zeit entweder noch in früherer Weise vorhanden oder mit in dem spongiösen Gewebe aufgegangen.

4) Die umgewandelten Drüsen zeigen in allen Stadien der Schwangerschaft noch in einzelnen Theilen Epithel und lässt sich als Gesetz

aufstellen, dass dasselbe von der Oberfläche gegen die Tiefe schwindet. Im 3.—5. Monate ist das Epithel in den Kanälen der Zellenschicht kaum mehr vollständig erhalten, dagegen meist gut in den Räumen der spongiösen Lagen und in den Drüsenenden, wogegen später auch in diesen Räumen die Auskleidung sehr mangelhaft wird, obschon sie in den tiefsten Schichten niemals fehlt. Das Epithel ist theils cylindrisch, theils pflasterförmig und seine Elemente bald grösser, bald kleiner, so jedoch, dass in den früheren Monaten und in den Drüsenenden die Cylinder vorwiegen. — Die Drüsenräume der Decidua werden an gut erhaltenen Präparaten stets leer gefunden und führen wohl im Leben Flüssigkeit, über deren Natur keine Thatsache Aufschluss gibt.

Die Gefässe der *Decidua vera* zeigen in allen Zeiten der Schwangerschaft Wandungen, doch beschränken sich diese später auf das Endothel und geht der übrige Theil der Gefässwand unter Bildung von Bindesubstanzzellen im Gewebe der benachbarten Theile unter.

Ausser den genannten Theilen zeigt die Decidua nicht selten grössere und kleinere Mengen Lymphkörperchen ähnlicher Zellen, die möglicherweise für das Wachsthum der Haut von Bedeutung sind.

Die *Decidua reflexa*, die sowohl mit der Vera als mit der *Placenta uterina* zusammenhängt, stimmt in manchen Verhältnissen ihres Baues mit der Vera überein, während sie in anderen abweicht. Die äussere, der Uteruswand zugekehrte Oberfläche der Reflexa ist frei und glatt und in der Mitte der Schwangerschaft ohne Epithel; die innere Oberfläche dagegen ist mit dem Chorion verklebt und auch durch die vorhin erwähnten kleinen Zotten mit dieser Haut verwachsen. In vollem Gegensatze zur Vera ist die Reflexa in der Mitte der Schwangerschaft, zu welcher Zeit sie noch 0,5—1,0 mm misst, ganz gefässlos. Auch die Drüsenmündungen, die man an der Vera wahrnimmt, fehlen um diese Zeit bei der in Rede stehenden Membran gänzlich, ausser an der Stelle, wo dieselbe in die Vera umbiegt und hier findet sich dann auch in der tieferen Schicht etwas spongiöses Gewebe von erweiterten Drüsen herrührend. In der übrigen Reflexa sind dagegen Drüsenreste um diese Zeit entweder gar nicht oder nur in den schwächsten, kaum nennenswerthen Spuren vorhanden. *Decidua reflexa*

Das Gewebe der Reflexa stimmt so ziemlich mit dem der Vera überein und besteht dieselbe in der Mitte der Schwangerschaft wesentlich aus mehr rundlichen und spindelförmigen Zellen mit spärlicher, mehr homogener Zwischensubstanz. Beide Zellenformen weichen jedoch durch ihre grössere Abplattung von denen der Vera ab, auch finden sich hier viel häufiger polygonale epithelähnliche Zellenformen, während bläschenförmige grosse Elemente spärlicher sind.

Gegen das Ende der Schwangerschaft werden beide Deciduae mit einander verklebt und zugleich so verdünnt gefunden, dass sie an der Nachgeburt nur eine einzige dünne Haut darstellen. Natürlich ist hiermit auch jeder Zwischenraum zwischen Ei und Uteruswand verschwunden, und füllt das Ei den Uterus ganz aus. Untersucht man von aussen nach innen die Schichten eines hochschwangeren Uterus, so stösst man nach Durchschneidung der sehr verdünnten Muskelhaut auf ein $^1/_2$–1mm dickes, gelblichweisses, aussen schwammiges, innen faserig blättriges Häutchen und dieses, welches von den beiden Deciduae gebildet wird, führt durchschnitten gleich zum Chorion und Amnion. Mit dem Grösserwerden des Eies nämlich vereinigen sich die Deciduae inniger, nachdem sie schon vom 6. Monate an oder etwas früher mit einander verklebt waren; mit der Grössenzunahme des Uterus ferner nehmen dieselben nicht auch entsprechend an Masse zu und werden immer dünner. Nichtsdestoweniger kann man nicht selten, selbst am Ende der Schwangerschaft, da und dort, vor allem am Rande der Placenta manchmal auf grossen Strecken beide Deciduae künstlich von einander trennen. Das Gewebe der Deciduae ist am Ende der Schwangerschaft wesentlich dasselbe wie früher, und sind in der Vera die oberflächlichen grossen, runden Zellen nun in schönster Entwicklung, während in den tieferen Lagen immer noch die schon oben besprochenen Drüsenräume sich finden und nun auch mehr faserige Zwischensubstanz vorhanden ist, als früher. In der Reflexa fehlen dagegen die grossen, runden Zellen ganz und kommen mehr abgeplattete spindelförmige und polygonale Elemente vor. In dieser Lage vor Allem treten in den Zellen auch nicht selten Fettkörnchen in reichlicher Menge auf, doch sind diese keineswegs eine allgemeine Erscheinung. An Gefässen ist auch am Ende des Fötallebens die Vera meist reich, doch gibt es auch Fälle, in denen dieselben wenigstens in den innersten Lagen dieser Haut spärlich sind.

Anmerkung. Die Zellenschicht, welche ich für Epithel des *Chorion laeve* halte, wird von Friedländer als der *Decidua reflexa* angehörig beschrieben und abgebildet (l. i. c. Fig. 1), und ähnlich scheinen auch Kundrat und Engelmann die Verhältnisse aufzufassen (l. i. c. S. 163), obschon sie einen Irrthum von Friedländer berichtigen, der die Zotten im Epithel als »helle kugelige Räume« bezeichnet. Dass meine Auffassung, die auch Dohrn vertritt (l. i. c.), die richtige ist, geht daraus hervor, dass die fragliche Zellenlage unmittelbar auf das *Chorion frondosum* übergeht, wo von einer Reflexa keine Rede mehr sein kann. Im Uebrigen gebe ich zu, dass am ausgetragenen Ei diese Lage an Schnitten sehr eigenthümlich aussieht, doch wird man bei sorfältiger Untersuchung der Grenzlage von Chorion und Reflexa häufig untadelige Flächenbilder von Epithelmembranen erhalten, die alle Zweifel beseitigen.

In Betreff der Drüsen der *Decidua vera* habe auch ich bei neuen Untersuchungen dieselben in allen Zeiten der Schwangerschaft in den tieferen

Lagen der Haut gefunden und ist das oben Angeführte das Ergebniss, zu dem ich in dieser Beziehung gelangt bin. Die Breite der Drüsenenden bestimmte ich im 6. Monate zu 0,076—0,152 mm und was ihre Lage anlangt, so fand ich sie oft mehr weniger in die Muskellage eingesenkt. — Ein besonderer Inhalt der erweiterten Drüsenräume in der schwammigen Lage der Vera, die im 6. Monate 0,14—0,60 mm messen, ist mir nicht zu Gesicht gekommen. In der Reflexa sah ich bis jetzt nur in Einem Falle, einem Uterus aus der 3. Woche der Schwangerschaft, Drüsen mit Epithel. Im 6. Monate bestimmte ich die Lagen der Vera folgendermaassen: Dicke der Zellenschicht 0,85—1,6 mm, des *Stratum spongiosum* 0,7—1,14 mm., der Lage mit den Drüsenenden 0,28 mm.

In der Schleimhaut des schwangeren Uterus finden sich nach Leopold eine Menge Lymphräume um Drüsen und Gefässe herum, in Betreff welcher weitere Untersuchungen abzuwarten sein werden (Arch. f. Gyn. Bd. VII, S. 347).

Mit Bezug auf den Zeitpunct, in welchem die Reflexa ihre Blutgefässe verliert, werden noch weitere Untersuchungen anzustellen sein. Ich sah dieselben in Einem Falle noch in der 17. Woche unter dem Mikroskope in ziemlicher Anzahl und mit Blut gefüllt aber dünnwandig.

§ 27.

Placenta, Nabelstrang.

Die Placenta, als Ganzes genommen, ist ein sehr weiches und blutreiches Gebilde, dem man nicht leicht durch die gewöhnlichen anatomischen Untersuchungsmethoden, mit dem Messer oder durch Injection beikommen kann. Es erklärt sich hieraus die Mannigfaltigkeit der Ansichten, die man über den Bau der Placenta aufgestellt hat, so wie die Unklarheit, in der wir heute noch bezüglich mancher hierher gehöriger Puncte befangen sind. Betrachten wir die Placenta als Ganzes, so erscheint sie als scheibenförmiges oder kuchenförmiges Gebilde, in der Mitte der Schwangerschaft von 10—13 cm Durchmesser, am Ende derselben von 16—21 cm. Grösse und etwa 3—4 cm. Dicke. Man unterscheidet an ihr eine convexe Uterinfläche und eine concave embryonale Fläche und kann dieselbe behufs der Beschreibung in den mütterlichen und fötalen Theil, Mutterkuchen und Fruchtkuchen sondern, welche beide in der Mitte der Schwangerschaft aufs innigste miteinander vereinigt sind, jedoch bis zum 3. Monate von einander sich trennen lassen.

Placenta foetalis.

Die *Placenta foetalis* wird, wie schon früher angegeben, von dem Theile des Chorion gebildet, welcher ursprünglich der Uteruswand zugewendet ist, und an dieser Stelle zeigt sich eine ungemeine Entwicklung der Chorionzotten; hier allein breiten sich auch die sogenannten Placentargefässe, die *Arteriae* und die *Vena umbilicalis* aus. Die an der

fötalen, vom Amnion bekleideten Seite des Fruchtkuchens gelegene Membran des Chorion ist eine ziemlich feste, glatte, weisslich durchscheinende Haut, an welche der Nabelstrang sich ansetzt und in welcher die grösseren an der fötalen Seite vorspringenden Verästelungen der Umbilicalgefässe liegen, um dann von hier aus in die Stämme der Chorionzotten einzutreten. Diese Stämme gehen von der *Membrana chorii* ab und bilden durch ihre zahlreichen Verästelungen eine ziemlich dichte und zusammenhängende, frisch röthliche Masse, die bei weitem die Hauptmasse der ganzen Placenta ausmacht, und wenn man dieselbe von der *Placenta uterina* getrennt sich denkt, nach aussen eine hügelige gelappte Oberfläche darbieten würde. Die Stämme der Chorionbäumchen sind an verschiedenen Placenten der Zahl und Dicke nach so verschieden, dass sich kaum etwas Allgemeines über dieselben sagen lässt und dasselbe gilt auch von ihren Verästelungen, in Betreff welcher die Bemerkung genügt, dass dieselben an jedem Bäumchen ungemein zahlreich sind, ferner nach allen Richtungen abgehen und schon in der nächsten Nähe der *Membrana chorii* beginnen. Die gröberen Zweige gehen entweder durch wiederholte Zweitheilungen aus den Aesten erster Ordnung hervor oder dieselben treten unter rechten Winkeln von den Stämmen und grossen Aesten ab, und Aehnliches findet sich auch bei den feineren Verästelungen. Sehr bezeichnend sind übrigens für diese ungemein viele von den feineren Aestchen und Zweigelchen unter rechten Winkeln abgehende kurze, einfache oder wenig getheilte Ausläufer, so dass manche Zweige in grosser Ausdehnung nur von solchen besetzt sind. Die letzten Enden der Bäumchen zerfallen in freie Ausläufer und in solche, welche in die *Placenta uterina* sich einsenken. Die freien Ausläufer finden sich in allen Höhen der Placenta und sind der Gestalt nach fadenförmig, walzenförmig, birnförmig und selbst keulenförmig, ferner entweder gerade oder geknickt und gebogen, endlich gestielt oder unmittelbar aus den letzten Aesten hervorgehend. Die Menge dieser Ausläufer, deren Breite 57—114 μ beträgt, ist so ungemein gross und ihr Ineinandergreifen so mannigfach, dass sie für sich allein fast das ganze innere Gewebe der Placenta erzeugen und auf jeden Fall nur enge spaltenförmige Lücken zwischen sich lassen, deren muthmasslicher Inhalt später besprochen werden soll.

Eine zweite Art von Ausläufern ist erst in neuerer Zeit von Langhans (Nr. 138) aufgefunden worden. Dieselben, die ich Haftwurzeln nenne, sind feinere und gröbere Ausläufer der Stämme der Chorionbäumchen in einer Dicke bis zu 1 mm, welche ungetheilt oder einige Male verästelt bis zur *Placenta uterina* reichen und dann in diese sich einsenken, um, frei von Epithel, mit dem Gewebe derselben so innig

sich zu vereinen, dass selbst ein starker Zug die Verbindung nicht löst. Am zahlreichsten sind die Haftwurzeln an den Scheidewänden mütterlichen Gewebes, die tief zwischen die Cotyledonen sich einsenken, und verlaufen hier viele derselben ganz wagerecht und am dicksten und immer noch zahlreich genug finden sich dieselben in den mittleren Theilen der Cotyledonen, wo sie wie senkrechte Pfeiler zwischen den Stämmen der Chorionbäumchen und der mütterlichen Placenta ausgespannt sind (siehe Langhans l. c. Fig. 1). Alle als Haftwurzeln endenden Aeste der Chorionbäumchen geben übrigens in ihrem ganzen Verlaufe feinere Zweige ab, welche in gewöhnlicher Weise sich verzweigen und frei enden.

Ausser diesen gröberen Verbindungen hat übrigens Langhans auch noch feinste Ausläufer der Zotten in der Nähe der *Placenta uterina* in diese sich einsenken sehen, so dass mithin die Verbindung der beiden Placenten eine viel innigere ist, als man bisher geahnt hat.

Feinerer Bau der *Placenta foetalis*.

Bezüglich auf den Bau, so verhält sich der Placentartheil des Chorion im Wesentlichen ebenso wie das übrige Chorion und besteht aus einer äusseren, alle Theile überziehenden Epithellage und einer inneren, dem Embryo zugewendeten bindegewebigen Haut. Dieselben Bestandtheile setzen auch die Chorionbäumchen zusammen und zwar besteht jedes derselben in allen seinen Theilen aus einer inneren bindegewebigen Axe und einem äusseren 7—11 μ dicken Pflasterepithel von mehr kleineren Zellen, dessen Elemente in sehr verschiedenen Graden der Deutlichkeit zur Anschauung kommen. An frischen Zotten, und vor Allem an den Zottenspitzen, erkennt man häufig keine Zellengrenzen, und erscheint das Ganze nur wie ein feinkörniger Ueberzug mit zahlreichen kleineren runden oder länglichrunden Kernen, wogegen an den Stämmen der Bäumchen, an der *Membrana chorii* und namentlich an nicht ganz frischen Placenten die Zusammensetzung aus Zellen oft deutlich zu sehen ist. Im letzteren Falle vor Allem löst sich das Epithel häufig in grossen Fetzen ab und kann man selbst ganze Ueberzüge der Enden der Zotten wie Handschuhfinger im Zusammenhange erhalten, die ihre einzelnen Elemente zeigen. Auf der andern Seite ist jedoch zu bemerken, dass gewisse Epithelialgebilde der Zotten in keinem Falle Zellengrenzen zeigen und zwar die sogenannten Epithelialsprossen. Mit diesem Namen bezeichnet man Wucherungen des Epithels von sehr verschiedener Form und Grösse, die vor Allem an den letzten Ausläufern der Bäumchen endständig oder seitenständig, aber auch an den sie tragenden Zweigelchen sich finden. Diese Sprossen, meist von Warzen-, Walzen- oder Keulenform, bestehen aus dem feinkörnigen Protoplasma der

Epithel der Zotten.

Epithelzellen mit einer bald grösseren, bald geringeren Anzahl von Kernen, welche haufenweise beisammenliegend das Innere einnehmen, so dass auf den ersten Blick klar wird, dass diese Fortsätze des Epithels nicht aus getrennten Zellen bestehen. Da nun ferner die Epithelialsprossen häufig mit breiter Basis aus dem Epithel hervorgehen, so folgt weiter, dass auch das Epithel selbst an diesen Stellen nicht aus getrennten Zellen besteht.

Von der Bedeutung dieser Epithelialfortsätze wird später noch weiter die Rede sein, dagegen füge ich hier noch einiges andere auf das Epithel Bezügliche bei. In allen Fällen, wo das Epithel nur eine mässige Dicke hat, unterscheidet man an demselben eine tiefere Lage, in welcher die Kerne sitzen und eine oberflächliche dünne Schicht, die an den Cuticularsaum der Dünndarmcylinder erinnert, um so mehr als dieser Saum auch durch gewisse Reagentien, wie z. B. durch Essigsäure, von ganzen Zellenfolgen als zusammenhängende Membran sich abhebt, eine Thatsache, die wiederholt zur Annahme einer zweiten, das Epithel bedeckenden Zottenhülle Veranlassung gegeben hat. Eine feine Punctirung ist an diesem Saume oft auch wahrzunehmen, jedoch keine Strichelung. In Einem Falle bei einem Chorion von 3 Wochen, das Jahre lang in Spiritus gelegen hatte, war dieser Saum sehr dick und erschienen die Epithelzellen wie aus zwei Theilen gebildet, eine Wahrnehmung, die ebenfalls lebhaft an die Angaben gewisser Autoren über einen doppelten Epithelüberzug der Zotten erinnerte. Noch bemerke ich, dass, vor Allem an den Zottenspitzen, im Epithel da und dort auch ganz dünne Stellen vorkommen, die keine Kerne enthalten, während sonst im Allgemeinen die Kerne ganz regelmässig in kleinen Abständen angeordnet sind. Wahrscheinlich ist an diesen Stellen eine Abgrenzung in einzelnen Zellen nicht vorhanden, und sind dann die Kerne unregelmässig in dem zusammenhängenden Protoplasma vertheilt.

Bindegewebige Axe der Zotten.

Das Bindegewebe der Zottenbäumchen ist in den Stämmen derselben derber, fester, mehr fibrillär, in den feinereren Verästelungen weicher und selbst gallertartig. In allen Theilen enthält dasselbe eine gewisse Menge spindelförmiger auch wohl sternförmiger Zellen, von denen die letzteren besonders in den weicheren Theilen sich finden, und hier oft zierliche Netze mit mehr homogener Zwischensubstanz bilden.

Gefässe der Zotten.

In jede Zotte tritt ein Ast der einen oder der anderen *Arteria umbilicalis* herein und aus jeder Zotte kommt eine Vene heraus, welche in eine Wurzel der *Vena umbilicalis* übergeht, und diese Gefässe verästeln sich nun bis in die letzten Ausläufer hinein. Arterien und Venen gehen in diesen einfach schlingenförmig oder unter Bildung einiger Anastomosen in einander über und ausserdem finden sich auch in den Stäm-

men zahlreiche Capillarnetze, wie Schröder van der Kolk in einer vortrefflichen Arbeit über den Bau der menschlichen Placenta nachgewiesen hat (Nr. 222). Aus dem Gesagten folgt, dass das Gefässsystem des Embryo, insoweit es in die Placenta eingeht, ein vollkommen geschlossenes ist, doch ist zu beachten, dass wenigstens in den letzten Enden der Chorionbäumchen die Gefässe eine sehr oberflächliche Lage haben, und so zu sagen dicht unter dem Epithel liegen. Da letzteres dünn und leicht durchdringlich ist und die Zottencapillaren auch nur die typische Zellenwand besitzen, die durch Silber leicht nachweisbar ist, so muss, falls die Zotten von mütterlicher Flüssigkeit umspült werden, ein Uebergang von Stoffen in die fötalen Capillaren ohne Schwierigkeit erfolgen.

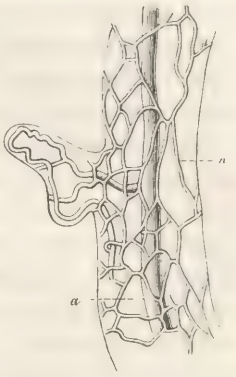


Fig. 237.

Die Capillaren der Zotten messen in natürlicher Füllung 11—15 μ, injicirt etwas mehr. Die grösseren Gefässe der Zottenbäumchen zeigen im Wesentlichen denselben Bau, wie die Gefässe des Nabelstranges, von denen weiter unten die Rede sein wird und bemerke ich hier nur so viel, dass Arterien und Venen reichlich mit glatten Muskelfasern versehen sind.

Placenta uterina.

Viel schwieriger als der fötale Antheil der Placenta ist der mütterliche Theil zu erforschen. Betrachtet man eine in regelrechter Weise vom Uterus gelöste Placenta von ihrer convexen oder Uterinfläche, so findet man, dass sie an dieser Fläche wie in eine gewisse Anzahl von unregelmässigen rundlich-polygonalen Abtheilungen oder Lappen, die sogenannten Cotyledonen der Placenta, zerfällt. Diese Cotyledonen werden von den Zotten des Chorion gebildet, welche gruppenweise zusammengehalten werden dadurch, dass der mütterliche Antheil der Placenta in bestimmter Weise von der Uterinseite her sie umgiebt und zwischen dieselben eindringt. Es liegen nämlich an der Uterinseite einer natürlich losgelösten Placenta die Chorionzotten nicht frei, vielmehr sind dieselben immer von einem Theile der mütterlichen Placenta bedeckt, welcher jedoch kaum mehr als 0,5—1,0 mm Dicke hat, und wenn er gut erhalten ist, als eine zusammenhängende Haut erscheint, welche den fötalen Theil der Placenta bedeckt und am Rande in die Vera und Reflexa sich fortsetzt.

Fig. 237. Ein Theil eines injicirten Aestchens einer Chorionzotte. Nach Ecker. *Icon. phys.* Erklärung zur Taf. XXVIII. *a* Hauptgefässstamm; *n* Capillaren des oberflächlichen Netzes.

Will man das Verhalten des Uterus an der Placentarstelle genauer kennen lernen, so muss man Fälle als Ausgangspunct wählen, in denen die Placenta ihre natürliche Lage besitzt und zeigen solche, dass die eben erwähnte Haut, die ich mit ihren Fortsetzungen in die Placenta hinein *Pars caduca placentae uterinae* oder *Decidua placentalis* nennen will, nur der innerste Theil der eigentlichen *Placenta uterina* ist, während der äussere mächtigere Theil dieser Lage, die die *Pars non caduca* s. *fixa placentae uterinae* heissen mag, bei der Lösung der Placenta beim Gebäracte auf der Muskelhaut sitzen bleibt. Beide diese Lagen zusammen entsprechen, wie unten dargelegt werden soll, der *Decidua vera* und zeigen auch ursprünglich dieselben Structurverhältnisse wie diese, namentlich auch Drüsen. Später jedoch und zwar schon gegen die Mitte des Fötallebens verkümmern, unter gleichzeitiger, mächtiger Entwicklung der Blutgefässe an dieser Stelle, die schlauchförmigen Drüsen, sodass zuletzt wesentlich nur eine weiche, gefässreiche Bindesubstanz zurückbleibt. Nichtsdestoweniger kann man auch noch an der *Placenta uterina* aus der zweiten Hälfte der Schwangerschaft, wie ich mit Friedländer und Kundrat und Engelmann finde, ein *Stratum spongiosum* als Homologon der Drüsenlage der Vera und ein *Stratum cellulosum* unterscheiden, mit dem Bemerken jedoch, dass wohl erhaltene Drüsenreste nach meinen Erfahrungen um diese Zeit in der *Placenta uterina* wenigstens nicht immer zu treffen sind.

Decidua placentalis.

Die Beziehungen der *Placenta uterina* zu den Chorionzotten anlangend, so ergibt eine sorgfältige Untersuchung von Durchschnitten und eine Präparation mit Messer und Pincette, dass die *Decidua placentalis* mit stärkeren und schwächeren Fortsätzen zwischen die Cotyledonen sich hinein erstreckt und wie Scheidewände zwischen denselben bildet, welche Fortsätze alle untereinander zusammenhängen und mehr weniger tief in die *Placenta foetalis* oder zwischen die Chorionzotten eindringen. In der Regel erreichen diese Fortsätze, die ich die *Septa placentae* nenne, die innersten Theile der *Placenta foetalis* oder die *Membrana chorii*, von der die Stämme der Chorionbäumchen ausgehen, nicht, obschon manche derselben bis nahe an das Chorion heranreichen; doch gibt es in jeder Placenta eine Gegend und zwar die Randtheile, wo dies regelrecht geschieht und die Septa den ganzen Fruchtkuchen durchdringen und bis zum Chorion sich erstrecken, wo sie in einer an der fötalen Fläche der Placenta befindlichen Lage der *Decidua placentalis* enden, auf die ich gleich zurückkommen werde. Genauer untersucht, lassen sich die Septa meist leicht in zwei Blätter spalten, von denen je eines einem Cotyledo angehört und zwischen diesen finden sich dann in verschiedenen Höhen mütterliche Blutgefässe, von

Septa placentae.

denen noch weiter die Rede sein soll. Theilungen der Septa in ihrem Verlaufe in die Tiefe scheinen nicht vorzukommen, oder sind wenigstens selten, und würde somit die *Placenta uterina*, wenn man sich die Chorionzotten alle wegdenkt, an ihrer fötalen Oberfläche eine gewisse Aehnlichkeit mit einer Bienenwabe haben, deren Fächer — an Zahl den Cotyledonen gleich — tief und sehr unregelmässig begrenzt wären. Zur Vervollständigung des Bildes hätte man jedoch weiter sich vorzustellen, dass auch der Grund dieser grossen Fächer noch leicht uneben ist, indem die *Decidua placentalis* auch über jedem Cotyledo mit mannigfachen kleinen Unebenheiten gegen das Chorion vortritt.

Ich erwähnte vorhin einer subchorialen Lage der *Decidua placentalis* und habe nun diese noch wenig gekannte Bildung zu beschreiben, die mit der von Winkler (l. i. c.) sogenannten Schlussplatte übereinzustimmen scheint. Lösst man an einer frischen Nachgeburt in der Nähe des Randes der Placenta, und gegen diese fortschreitend, das *Chorion laeve* von den Deciduae ab, so überzeugt man sich leicht, dass diese Häute am Rande der Placenta auch auf die fötale subchoriale Fläche dieser übergehen und gelingt es, wenn man auch die Membran des *Chorion frondosum* unter sorgfältigem Abschneiden der Stämme der Chorionbäumchen abhebt, eine mütterliche Haut auf eine Strecke von 2—3 cm und mehr gegen die Mitte der Placenta zu verfolgen. Genauer bezeichnet, gehen von der Gegend des Randsinus der Placenta aus, der an der Grenze der Vera und Reflexa und der *Decidua placentalis* seinen Sitz hat, zwei mütterliche Lagen auf die Placenta über, einmal die die Cotyledonen der Placenta bekleidende oben schon erwähnte Lamelle (Basalplatte, Winkler), die ich *Decidua placentalis sensu strictiori* heisse, und dann die unter dem Chorion hinziehende Lage (Schlussplatte, Winkler), die *Decidua placentalis subchorialis*. Beide diese Lagen stehen durch die *Septa placentae* in Verbindung und sind daher hier die Cotyledonen ganz und gar von mütterlichem Gewebe umgeben.

In Betreff der Flächenausbreitung seiner Schlussplatte gibt Winkler an, dass dieselbe unter dem ganzen Chorion durchziehe und auf die Stämme der Chorionbäumchen übergehe und diese, nicht aber die feinen Aeste bis zur Basalplatte überziehe (siehe das von ihm gegebene Schema l. c. Taf. V). Ersteres anlangend ist es mir bisher unmöglich gewesen, an typischen Placenten die *Decidua subchorialis* anderswo als am Rande der Placenta zu finden, und traf ich weiter einwärts unter dem Chorion stets nur mütterliche Bluträume, die foetalwärts keine andere Begrenzung hatten, als das Chorion. Nun ist die *Membrana chorii* an älteren Placenten allerdings in Lamellen spaltbar und lassen sich, namentlich an ihrer Uterinfläche, mit Leichtigkeit Blätter ablösen, die für mütterliche

Bildungen erklärt werden könnten; es haben jedoch diese Blätter einen ganz anderen Bau als die Deciduae (s. d. Anm.) und scheinen mir pathologische Ablagerungen geringeren Grades zu sein, bei deren Entstehung freilich auch das mütterliche Blut sich betheiligen könnte. Ebenso wenig habe ich, ausser am Rande, eine Bekleidung der Stämme der Chorionbäumchen durch mütterliches Gewebe gefunden, und kann ich auch in dieser Beziehung mit Winkler nicht übereinstimmen.

Eine grössere Ausdehnung der *Decidua subchorialis* habe ich bis jetzt nur bei gewissen eigenthümlichen Formen der Placenta, die ich *Placentae marginatae* nenne, gesehen, worüber unten mehr.

Feinerer Bau der *Placenta uterina*.

Ich komme nun zur Betrachtung der feineren Structurverhältnisse der *Placenta uterina*. Was das Gewebe der *Placenta uterina* anlangt, so stimmt dasselbe mit dem der Deciduae im Wesentlichen überein und besteht nur insofern eine Verschiedenheit beider, als in der *Placenta uterina* eine Zellenform sich findet, die in der *Decidua vera* und *reflexa*, auch wenn sie vorkommen mag, doch auf jeden Fall selten ist, nämlich im Mittel 38—76 μ grosse, in den Extremen bis zu 0,13 mm ansteigende runde Zellen mit zahlreichen runden Kernen von 15—19 μ. Diese Riesenzellen oder vielkernigen Zellen finden sich vor Allem in der *Decidua placentalis* und in den Septa, fehlen jedoch auch in den äussern Schichten nicht, in denen jedoch lange, breite Spindelzellen zum Theil mit mehrfachen Kernen und kleinere, runde Zellen vorwiegen, von denen eine kleinste Art als farblose Blutzellen angesprochen werden darf. Den Rest des Gewebes bildet eine bald spärlicher, bald reichlicher vorkommende Zwischensubstanz, in älteren Placenten stellenweise von deutlich fibrillärer Natur, wie vor Allem in den innersten Lagen gegen die Zotten zu und in den Septis, wo dieses Gewebe die Riesenzellen in grösseren und kleineren Nestern enthält, jedoch allerdings in verschiedenen Placenten einen sehr verschiedenen Grad der Entwicklung zeigt. — Von glatten Muskelfasern habe ich auch bei meinen neuesten Untersuchungen in der Placenta nichts gesehen und was die Drüsen anlangt, so habe ich schon oben meine Ansicht über dieselben ausgesprochen und bemerke daher hier nur noch, dass die älteste von mir bisher *in situ* untersuchte Placenta von 6 Monaten kaum nennenswerthe Reste von Drüsenenden dicht über der Muscularis zeigte, während in den als Drüsenräumen zu deutenden Lücken der *Pars spongiosa* nirgends eine Spur von Epithel zu treffen war, ein Befund, von dem ich jedoch nicht behaupten will, dass er für alle Fälle zutrifft, da Friedländer, Kundrat und Engelmann und Langhans auch noch in späteren Zeiten Reste des Epithels der Uterindrüsen an der Placentarstelle wahrgenommen haben.

Blutgefässe der *Placenta uterina*.

Sehr eigenthümlich ist das Verhalten der Gefässe der *Placenta*

uterina. An einer injicirten oder sonst einfach präparirten Placenta lassen sich von der Seite des Uterus her ohne Schwierigkeit zahlreiche spiralig gewundene Arterien nachweisen, welche in den äusseren Theil der *Placenta uterina* eindringen und noch leichter überzeugt man sich, dass diese Schicht auch eine übergrosse Menge weiter und vielfach verbundener Venen enthält. Geht man weiter nach innen und untersucht man den Theil der mütterlichen Placenta, welcher bei der Geburt abgestossen wird, so zeigt sich, dass an der Uterinfläche dieser *Decidua placentalis* Fortsetzungen der genannten Arterienstämmchen vorkommen, die immer noch stark gewunden und getragen von dem Gewebe der Decidua ins Innere dringen. Diese Gefässe sind jedoch nicht die unveränderten Fortsetzungen der Arterien der Muscularis, vielmehr ergibt sich mit Hülfe des Mikroskopes leicht, dass dieselben ausser einer Endothellage kaum mehr eine besondere Wand besitzen, indem eine nach aussen von dieser Zellenschicht befindliche dünne, längsstreifige Bindesubstanz gegen das Gewebe der *Decidua placentalis* nicht scharf abgegrenzt ist. Namentlich fehlen Muskelfasern und elastische Elemente ganz und unterscheiden sich somit diese Gefässe im Baue kaum von den gleich zu beschreibenden Venen. Aus diesem Grunde sind diese Arterien auch nur sehr schwer weiter ins Innere zu verfolgen; immerhin führen sowohl Injectionen, als auch sorgfältige Präparationen an noch mit Blut gefüllten solchen Gefässen zu dem übereinstimmenden Ergebnisse, dass dieselben, ohne Capillaren zu bilden, nach wenigen Verästelungen von den Septa der Cotyledonen aus in buchtige Räume ausgehen, die zwischen den Verästelungen der Chorionbäumchen sich befinden und die ganze *Placenta foetalis* durchziehen. Was so für die Arterien gilt, passt auch für die Venen. In den inneren Theilen der Placenta gegen den Embryo zu, ist keine Spur von Venen zu sehen; dieselben treten erst in den Gegenden der Arterien und am Rande des Organes auf, und zwar in folgender Weise.

Venen der *Placenta uterina*.

Um die Placenta herum, zum Theil noch im Bereiche derselben, zum Theil schon in der *Decidua vera* findet sich eine Art weiten Randgefässes, der sogenannte Venensinus der Placenta oder der ringförmige Sinus, der an der einen Seite viele Nebenwurzeln aus der Placenta bezieht, auf der andern Seite durch zahlreiche Abzugskanäle zu den Venen des tieferen Theiles der Vera und der Muscularis führt. Genauer betrachtet ist dieser ringförmige Sinus nicht ein einziges zusammenhängendes Gefäss, vielmehr besteht derselbe aus Anastomosen der aus dem Innern der Placenta herauskommenden Venen, die gewöhnlich da und dort unterbrochen sind, sodass selten ein vollständiger Kreis vorhanden ist. Die Wurzeln, welche von Seite der Placenta in

den Ringsinus einmünden, sind zweierlei. Die einen kommen aus den am Rande befindlichen Septa und lassen sich innerhalb dieser oft auf lange Strecken zwischen die Cotyledonen hinein verfolgen, wobei sich zeigt, dass sie eine grosse Anzahl Emissarien aus den benachbarten Cotyledonen aufnehmen, deren Mündungen ihrer Wand ein siebförmig durchlöchertes Ansehen geben. Schliesslich laufen auch diese Venen mit ihren Enden frei in die Maschenräume in den Cotyledonen aus, wobei das mütterliche Gewebe, das sie bisher begrenzte, sich verliert. In ähnlicher Weise verhalten sich auch eine gewisse Anzahl von Venen, die von der convexen Seite der Placenta herkommen und von hier aus in die Septa hinein in die Tiefe treten.

Eine zweite Art der in den Ringsinus einmündenden Wurzeln mündet dicht am Chorion in dieses Gefäss ein und kommt aus einem reichen Lacunensystem, welches an der fötalen Seite der Placenta dicht unter dem Chorion und der *Decidua subchorialis*, soweit dieselbe noch vorhanden ist, seinen Sitz hat und die ganze Placenta überzieht. Oeffnet man den Ringsinus von der Aussenseite, so sieht man, dass ein Theil desselben wie von den Cotyledonen des Placentarrandes überwölbt ist, so dass die dem Chorion zugewendete Randfläche der Placenta noch von der Wand des Ringsinus überzogen ist. In dieser Gegend zeigt der Sinus eine grosse Menge Löcher und Spalten und wenn man durch dieselben eindringt, so gelangt man unter die *Decidua subchorialis*, und weiter gegen die Mitte der Placenta unmittelbar unter das Chorion in weite anastomosirende Räume, die die Stämme der Chorionbäumchen umgeben und wie gesagt unter dem ganzen Chorion sich hindurch erstrecken. Dieses subchoriale venöse Lacunennetz, das von der Randvene aus mit Leichtigkeit sich aufblasen und injiciren lässt, steht nun seinerseits wieder mit den inneren Maschenräumen der Cotyledonen in der reichlichsten Verbindung, und ist durch dasselbe offenbar eine Einrichtung gegeben, durch welche das mütterliche Blut in der Placenta einen leichten Abfluss findet. Alle Venensinus der *Placenta uterina*, welche noch von dem Gewebe der *Decidua placentalis* begrenzt werden, besitzen als Auskleidung ein schönes Endothel, dessen Zellen 38—76 μ lang und 15—30 μ breit sind und grosse Kerne besitzen. Dagegen fehlt allen Fortsetzungen derselben in das cavernöse Placentargewebe hinein eine solche Auskleidung, und findet sich selbst in den weiten subchorialen Lacunen keine endotheliale Lage.

Dem Gesagten zufolge ist im mütterlichen Theile der menschlichen Placenta von Capillargefässen keine Spur zu sehen, und hängen Arterien und Venen einzig und allein durch ein System anastomosirender Lücken zusammen, welche ganz und gar von den fötalen Chorionzotten be-

grenzt werden. Nach dieser Auffassung, welche ich schon seit langem vertrete (vgl. C. Wild, Zur Physiologie der Placenta. Würzburg 1849), umspült das Blut der Mutter in der Placenta unmittelbar die embryonalen Zotten, und ist nur durch das Zottenepithel und deren Bindegewebsschicht von den fötalen Blutgefässen getrennt. Im Widerspruche hiermit haben freilich ältere und neuere Autoren als Auskleidung der mütterlichen Bluträume der Placenta eine Membran beschrieben, welche dem mütterlichen Organismus angehöre und alle Chorionbäumchen von Aussen bekleide; allein ich muss wiederholt bestimmt behaupten, dass eine solche äussere Bekleidung der Zotten in keiner Weise und auch nicht durch Höllenstein sich nachweisen lässt. Eine ganz andere Frage ist die, wie diese Verhältnisse entstanden seien und wollen wir hier noch einer Beobachtung gedenken, welche in dieser Beziehung von grosser Wichtigkeit ist. Schon vor Jahren hat E. H. Weber (Hildebrandt's Anat. IV), wie später auch Virchow, gezeigt, dass in dem Theile der Placenta, der noch Gefässe in mütterlichem Gewebe enthält, da und dort grössere oder kleinere Büschel von Chorionzotten frei in die mütterlichen Gefässe hineinragen, was nicht anders zu Stande kommen konnte als dadurch, dass die Zotten durch ihr Wachsthum das mütterliche Gewebe verdrängten. Was wir so im Kleinen an der ausgetragenen Placenta sehen, das geht wohl, wie Virchow zuerst bestimmt auseinandergesetzt hat, bei der ersten Bildung derselben im Grossen vor sich und darf man es unbedingt auf Rechnung der so mannigfach wuchernden Chorionzotten setzen, dass man später von den in der Placenta ursprünglich auch vorkommenden Capillaren nichts mehr findet.

Blutbewegung in der mütterlichen Placenta.

Die Circulation des mütterlichen Blutes in der Placenta muss bei dem angegebenen Baue, wie leicht begreiflich, im Ganzen eine unregelmässige sein. Da die Arterien an der convexen Seite der Placenta zutreten und die Hauptvenen am Rande derselben entspringen, so wird man wohl sagen dürfen, dass der Blutstrom im Allgemeinen von der convexen gegen die concave Seite und den Rand der Placenta zu geht. Bei den vielfachen Verbindungen der Maschenräume jedoch müssen nothwendig manche Unregelmässigkeiten in dieser Blutbewegung eintreten, Aenderungen der Blutströme, vorübergehende Stockungen u.s.w., denen zwar durch die anderweitigen venösen Abzugskanäle, welche an der convexen Seite der Placenta sich befinden, entgegengearbeitet wird, die aber nichtsdestoweniger in vielen Fällen zu bleibenden Störungen und Blutgerinnungen führen, welche in der Placenta zu den gewöhnlichen Erscheinungen gehören. Als wesentliche Regulatoren zur Erhaltung einer geordneten Circulation in den mütterlichen Bluträumen

der Placenta erscheinen: 1) Die Turgescenz der Chorionzotten, die unter normalen Verhältnissen wohl immer innerhalb grösserer Zeiträume dieselbe ist, und somit auch eine gleichbleibende Form der Spalträume zwischen denselben zur Folge hat. 2) Der Druck, den die Amnionflüssigkeit auf die *Membrana chorii* ausübt, durch welchen besonders die Weite der subchorialen Lacunen bestimmt wird und 3) Die Contractionszustände des Uterus und der mütterlichen Placentargefässe.

Sitz der Placenta.

Die Placenta sitzt gewöhnlich am Grunde des Uterus, bald mehr an der vorderen, bald mehr an der hinteren Wand, jedoch selten genau in der Mitte, sondern meist mehr auf einer Seite, so dass die eine oder andere Eileitermündung verlegt ist. Es kann jedoch der Mutterkuchen auch mehr gegen den Cervix rücken und ganz seitlich sitzen, ja es hat derselbe manchmal seine Lage selbst ganz unten, so dass er über das *Orificium uteri internum* herüberwuchert und dieses verstopft (*Placenta praevia*), welches Vorkommen sehr gefährlich ist. Gleich beim Beginne des Gebäractes wird in diesen Fällen mit der Eröffnung des Muttermundes die Placenta immer mehr vom Uterus getrennt, was beim Wegfalle einer dauernden Contraction, die sonst auf die Lösung der Placenta folgt, natürlich schon beim Beginne der Geburt furchtbare Blutungen bedingt, während in gewöhnlichen Fällen das Bersten der dem *Orificium uteri* anliegenden ganz gefässlosen Eihäute (Reflexa, Chorion, Amnion) durchaus ohne Nachtheil eintritt.

Placenta praevia.

Grössere Abweichungen der Placenta in der Form und im Baue sind nicht häufig. Ich zähle hierher 1) die *Plac. marginata mihi*, bei der das *Chorion frondosum* nur die Mitte der Placenta einnimmt (s. d. Anmerkung), 2) die *Pl. succenturiata H.* (Hyrtl, Tab. X) mit einem mehr weniger getrennten Nebenlappen. Ausserdem beschreibt Hyrtl auch ganz kleine *Placentulae succenturiatae.* 3) die *Placenta duplex* (*Pl. dimidiata* s. *bipartita* Hyrtl). Diese Placenta mit zwei ganz getrennten Hälften ist von besonderem Interesse, da die Affen der alten Welt, mit Ausnahme der Anthropoiden normal eine solche Placenta haben (s. unten), doch wird bei diesen Geschöpfen die zweite Placenta immer von den Gefässen der andern versorgt, während es beim Menschen Regel zu sein scheint, dass der Nabelstrang getheilt an beide Kuchen geht. Doch beschreibt Hyrtl eine *Pl. dimidiata* (Fall Nr. 3), bei der der Nabelstrang an der einen Placenta sich inserirte und bildet auf Tab. XI eine *Pl. succenturiata* ab, die eben so gut doppelt genannt werden könnte, die ebenso sich verhält. 4) Die *Placenta tripartita* (Hyrtl Tab. XIII). Sehr selten. 5) Die *Placenta multiloba* Hyrtl mit einer grösseren Zahl (bis zu 20—40) ganz getrennten Lappen, die jedoch immerhin so nahe beisammenstehen, dass keine grössere Formähnlichkeit mit den Cotyledonen

der Wiederkäuer herauskommt, wie denn auch eine solche im Baue wohl sicher nicht vorhanden ist.

Der Nabelstrang, *Funiculus umbilicalis*, den ich zum Schlusse noch beschreibe, ist ein zusammengesetztes Gebilde. Das gröbere anatomische Verhalten anlangend bemerke ich, dass derselbe in der Mitte der Schwangerschaft 13—21 cm. Länge hat und eine Dicke von 9—11 mm besitzt. Beim ausgetragenen Embryo misst derselbe im Mittel 48—60 cm, und sind als Extreme auf der einen Seite 12—20 cm, auf der andern 1,67 m beobachtet. Die Dicke ist 11—13 mm. Fast immer ist derselbe spiralig gedreht in der Art, dass einmal der ganze Strang eine Drehung zeigt, und zweitens im Innern die Arterien um die weniger gedrehte Vene herumlaufen, oder umgekehrt, so dass bis zu 36 und 40 Spiraltouren im Ganzen herauskommen. Diese Drehung, die nach der Mitte des 2. Monats beginnt und in den meisten Fällen vom Embryo aus von links nach rechts gegen die Placenta verläuft, hat Anlass zu ziemlich langwierigen Discussionen über die ihr zu Grunde liegenden Ursachen gegeben. Sehr wahrscheinlich ist es, dass durch ein in Spiralen fortschreitendes Wachsthum der Nabelgefässe, ähnlich wie bei Ranken, die Drehung des Stranges zu Stande kommt, welche dann auch den Embryo zu Drehungen veranlasst, denen er, weil er frei im Fruchtwasser schwimmt, keinen grösseren Widerstand entgegenzusetzen vermag. Dadurch wird auch die Scheide des Nabelstranges, jedoch nicht nothwendig ebenso stark wie die Gefässe, gewunden. Nabelstrang.

Mit der Placenta verbindet sich der Nabelstrang selten genau central, in der Regel jedoch nahe der Mitte, doch sind Ausnahmen hiervon und ein sonstiges abweichendes Verhalten nicht selten. In seltenen Fällen spaltet sich der Nabelstrang vor seiner Insertion und geht mit zwei Aesten an die Placenta heran (*Insertio furcata*, Hyrtl), was auch bei velamentöser Insertion gefunden wird (ich), oder es verbindet sich ein einfacher Strang stark excentrisch, ja selbst am Rande mit dem Mutterkuchen (*Insertio excentrica, marginalis*). Ja es kann selbst vorkommen, dass der Nabelstrang gar nicht an die Placenta, sondern an den zottenfreien Theil des Chorion sich inserirt und von hier aus seine Gefässe weiter gegen die Placenta hinsendet (*Insertio velamentosa*). Am Nabelstrange selbst finden sich als Abweichungen knotenartige Verdickungen und verdünnte Stellen, schleifenförmige Hervortreibungen der Gefässe und Verknäuelungen derselben, und wirkliche, durch Verschlingung der ganzen Nabelschnur während der Schwangerschaft oder bei der Geburt entstandene Knoten, und was seine Lage anlangt, so zeigen sich die verschiedenartigsten Beziehungen zum Embryo, namentlich auch in einzelnen Fällen Umschlingungen desselben um Hals, Rumpf und Extremitäten.

Die Zusammensetzung anlangend, so sind die den Nabelstrang bildenden Theile folgende:

Zusammensetzung des Nabelstranges.

1) Die Scheide vom Amnion, die sich nur an der Ansatzstelle des Stranges an der Placenta auf eine kurze Strecke ablösen lässt, dann aber sofort in ihrer Bindegewebslage mit dem Bindegewebe des Stranges untrennbar verschmilzt.

2) Die zwei *Arteriae umbilicales*. Diese Gefässe, die nur in sehr seltenen Fällen in der Einzahl vorkommen, erweitern sich vom Fötus nach der Placenta zu und zeigen fast ausnahmslos (unter 200 Fällen injicirter Placenten fehlte die Anastomose nur viermal, Hyrtl) in der Gegend der *Insertio funiculi* eine Anastomose und zwar meist durch einen Verbindungsast (Hyrtl, Tab. I).

3) Die *Vena umbilicalis*. Diese Vene, die in seltenen Fällen doppelt sich erhält, wie sie bei jungen Embryonen und bei gewissen Säugethieren, wie den Wiederkäuern, sich findet, ist dünnwandiger als die Arterien, und besitzt im Innern an den Knickungen faltenartige Vorsprünge, welche Hyrtl als »Klappen« bezeichnet und weniger entwickelt auch an den Arterien findet.

4) Der Urachus oder genauer bezeichnet die epitheliale Lamelle der Allantois. Diese Lamelle, die ich die Allantois im engeren Sinne nennen will, ist im 1. und 2. Monate ein regelrechter Bestandtheil des Nabelstranges (siehe unten), schwindet dann aber in einer noch nicht genauer bestimmten Zeit. Doch habe ich in so vielen Fällen im reifen Nabelstrange noch Reste der Allantois gefunden, dass ich Grund habe, dieses Vorkommen als ein nicht seltenes betrachten zu dürfen. Diese Reste bestanden in einem meist central zwischen den Gefässen gelegenen Strange von 0,076—0,114 mm Breite, der ganz und gar aus epithelartigen Zellen bestand, jedoch in keinem Falle auf grössere Strecken zu verfolgen war und bald am fötalen Ende, bald in der Mitte des Stranges vorkam. Am Placentarende habe ich dieses Gebilde noch nicht gesehen und wurde daher gleich bei der ersten Beobachtung der Gedanke in mir rege, dass dieser Zellenstrang ein Rest der Allantois sei, welcher Gedanke dann seine volle Bestätigung fand, als es mir gelang, im Nabelstrange von jungen Embryonen zwischen den Umbilicalgefässen die Allantois als relativ weite Blase, und ausserdem noch in den oberflächlichen Lagen des Stranges den Dottergang und die *Vasa omphalo-mesenterica* nachzuweisen. Das Gebilde, das ich hier meine, ist dasselbe, das Dr. Ahlfeld (Arch. f. Gynäkol. VIII S. 363) als Dottergang beschreibt, welche Deutung auch mir als möglich erschien, bevor ich die Nabelstränge junger Embryonen untersucht hatte.

5) Die *Vasa omphalo-mesenterica*. Diese Gefässe finden sich,

wie schon früher angegeben wurde (S. 325), sehr selten im reifen Nabelstrange und habe ich bis anhin nur einmal ein Gefässlumen von 0,19 mm gesehen, das sich wahrscheinlich auf eines der genannten Gefässe bezog. Von einem Persistiren des Dottergan ges im reifen Nabelstrange ist nichts bekannt, doch könnte derselbe am Placentarende des Stranges vielleicht noch vorkommen, da ja auch der Dottersack bis zum Ende der Schwangerschaft sich erhält.

Alle genannten Theile werden durch ein zum Theil weiches und gallertartiges, zum Theil festeres Bindegewebe zusammengehalten, das unter dem Namen der Wharton'schen Sulze bekannt ist und bei genauerer Untersuchung eine ziemlich constante Vertheilung der weicheren und festeren Theile zeigt. Die letzteren bilden 1) eine dünne, oberflächliche Lage unter dem Epithel; 2) eine Scheide um jedes der drei Gefässe (»*columns*« von Tait l. i. c.) und 3) eine Art Centralstrang, welcher mit drei Ausläufern zwischen den Gefässen auch gegen die Oberfläche sich erstreckt und hier in drei verbreiterte Massen gallertiger Substanz ausläuft, welche an der Oberfläche des Nabelstranges in Form dreier weisslicher Streifen sichtbar sind. Dieses »Sepimentum«, welches der von Hyrtl citirte Noortwyck schon vor mehr als 100 Jahren richtig gesehen und welches Hyrtl als »*Chordae funiculi*« bezeichnet (l. c. S. 46) ist an verschiedenen Nabelschnüren in sehr verschiedener Weise ausgeprägt, oft kaum wahrnehmbar und oft schon von blossen Augen an Querschnitten zu erkennen. Ist der Allantoisrest vorhanden, so liegt er mitten in diesem Centralstrange, umgeben von einer mehr gallertigen Scheide. Die mehr gallertartigen Theile des Nabelstranges bestehen 1) aus den drei oberflächlichen Gallertsträngen an den Enden des centralen Sepimentum; 2) aus einer oberflächlichen Lage unter der dünnen Rindenschicht und 3) aus inneren Zwischenlagen zwischen den Gefässscheiden und dem Sepimentum von wechselnder Entwicklung, welche Lagen alle ohne scharfe Grenzen in die festeren Theile übergehen.

Wharton'sche Sulze.

Den Bau des Nabelstranges anlangend, so war von dem Epithel schon früher die Rede (S. 323). Die Wharton'sche Sulze besteht in ihren weicheren Theilen, ähnlich dem Unterhautbindegewebe von Embryonen, aus einem Netzgewebe von weichen Fasern und dazwischen befindlicher gallertiger Substanz. Genauer bezeichnet, zeigt diese Sulze stärkere und schwächere Züge von Fibrillen, die, meist in der Längsrichtung verlaufend, netzförmig untereinander sich vereinen und Maschen verschiedener Grösse bilden, in denen eine weiche, schleimartige helle Substanz enthalten ist. In den oben namhaft gemachten festeren Theilen ist dieses Gewebe dichter mit engeren Maschen, stärkeren Bündeln und weniger Zwischensubstanz, lockerer in den da-

Feinerer Bau des Nabelstranges.

zwischen gelegenen Theilen. Was dieses Schleimgewebe (Virchow) oder gallertige Bindegewebe (ich) noch auszeichnet, ist das Vorkommen zahlreicher mannigfaltig gestalteter, grosser, meist spindel- und sternförmiger Zellen, zum Theil auch runder Elemente mit amöboider Bewegung (Köster) und in ausgetragenen Placenten auch von elastischen Fasern.

Von den Gefässen des Nabelstranges ist hinsichtlich des Baues zu erwähnen, dass dieselben, wie ich schon vor langer Zeit nachgewiesen (Mitth. d. naturf. Ges. in Zürich 1848), eine ungemein entwickelte Muskelhaut mit Längs- und Querfasern haben und auch sehr contractil sind (M. v. auch Strawinsky l. i. c.). Ausser den grösseren Gefässen enthält der Nabelstrang keine Blutgefässe und ebenso sind auch in ihm noch keine Lymphgefässe nachzuweisen gewesen. Dagegen hat Köster (Nr. 123) durch Einstich sogenannte Saftkanäle injicirt, welche reichlich anastomosirend die ganze Wharton'sche Sulze durchziehen und deren Wandungen von den oben erwähnten verlängerten Zellen gebildet werden sollen, die Köster als Homologa der Gefässepithelien ansieht. Aehnliche Angaben macht in neuester Zeit auch Tait (l. i. c.), der wie auch Köster bei Injectionen der Saftkanälchen die Masse an der Oberfläche der Nabelschnur hervortreten sah, woraus er ohne Weiteres auf eine Verbindung der Saftkanälchen mit den oben erwähnten Stomata im Epithel schliesst, während Köster in dieser Beziehung keine Entscheidung wagt. Was mich betrifft, so bin ich nach meinen neueren Erfahrungen an mit Chlorgold behandelten Nabelsträngen nicht abgeneigt, der Ansicht von Köster mich anzuschliessen, indem bei dieser Methode, wenigstens in den weicheren Theilen des Nabelstranges, ein Netz mit so breiten Strängen, die oft Kanälen ähnlich sehen, zum Vorschein kommt, dass man sich des Gedankens kaum erwehren kann, dass hier mehr als anastomosirende Zellen vorliegen.

Nerven hat man bis jetzt nur in der Nähe des Embryo im Nabelstrange gefunden. Nach Schott (Die Controverse über die Nerven des Nabelstranges, Frankf. 1836) lassen sich an der Nabelvene Aeste des linken Lebergeflechtes bis zum Nabelringe und an den Arterien Ausläufer des Mastdarmgeflechtes, beim weiblichen Geschlechte des Uterusgeflechtes, 3—4 Cm. weit in den Nabelstrang verfolgen, und Valentin hat noch 8—11 Cm. vom Nabel weg mit dem Mikroskope Nerven im Nabelstrange gefunden. Letztere Angabe kann ich bestätigen, dagegen habe ich mich beim Menschen und bei Thieren schon früher und auch in neuester Zeit vergeblich bemüht, in der Mitte und am Ende des Nabelstranges Nerven zu finden, obschon ich auch auf das Vorkommen blasser embryonaler Fasern achtete und vor Allem auch des Chlorgoldes mich bediente. Besässe in der That der Nabelstrang in seinem grösseren

Theile und ebenso die *Placenta foetalis* keine Nerven, so wäre diess in Anbetracht der grossen Contractilität der Blutgefässe dieser Theile physiologisch von nicht geringem Interesse.

Werfen wir nun noch einen Blick auf das Verhalten der Eihüllen bei der Geburt und die Wiederherstellung eines normalen Zustandes der Uterusschleimhaut. Unmittelbar nach der Geburt stossen sich die Eihüllen mit der Placenta ab und zeigt in regelrechten Fällen die sogenannte Nachgeburt (*Secundinae*) die ganze fötale Placenta und von der mütterlichen Placenta den innersten Theil, die oben beschriebene *Decidua placentalis*. Man findet ferner die beiden verwachsenen Deciduae und das Chorion und Amnion meist ziemlich gut erhalten in Verbindung mit der Placenta in der Form eines Sackes, der natürlich an Einer Stelle, die, je nach dem Sitze der Placenta, derselben näher oder ferner liegt, eingerissen ist. Die *Decidua vera* und *placentalis* der Nachgeburt bestehen, wie schon aus den früheren Schilderungen hervorgeht, nicht aus der ganzen Schleimhaut des Uterus, vielmehr löst sich die Schleimhaut meistens an der Grenze der Zellenschicht und der schwammigen Lage ab, so dass bald etwas von der letztern an der Nachgeburt sich findet, bald nicht, wodurch die widersprechenden Angaben von Friedländer und Langhans sich erklären, von welchen der erstere die Trennung in der Zellenschicht, der andere in der schwammigen Lage vor sich gehen lässt. Nachgeburt.

Nach der Geburt stossen sich dann während der Lochien immer noch vorzüglich von der Placentarstelle, die durch ihre unebene, zackige, zerrissene Oberfläche und die von Thromben erfüllten abgerissenen grossen Venen sich auszeichnet, aber auch von den übrigen Gegenden Theile der Uterinschleimhaut ab. Nach den Untersuchungen von Friedländer, mit denen die von Kundrat und Engelmann und von Langhans im Wesentlichen stimmen, löst sich so nach und nach fast der ganze schwammige Theil der Schleimhaut, der die erweiterten, des Epithels mehr weniger entbehrenden Drüsenräume enthält, ab, und erhalten sich nur die tiefsten an die Muscularis angrenzenden Lagen der Mucosa, in denen die wenig veränderten Drüsenenden sich finden, und von diesen aus regenerirt sich dann die Mucosa in Zeit von 3—5 Wochen, mit Inbegriff der Placentarstelle. Hierbei scheint von dem Epithel der Drüsenreste aus das Oberflächenepithel sich zu erzeugen durch Vorgänge, die noch nicht hinreichend verfolgt sind.

Ich füge noch einige Angaben über das Verhalten der Eihüllen und der Placenta unter aussergewöhnlichen Verhältnissen bei. Es gibt Fälle, in denen das befruchtete Ei nicht in den Uterus gelangt und trotzdem sich entwickelt. Das Ei bleibt entweder in den Tuben liegen (gewöhn- Extrauterinschwangerschaften.

liche Tubarschwangerschaft und interstitielle Schwangerschaft, wenn das Ei in dem Theile des Eileiters sitzen bleibt, der durch die Substanz des Uterus verläuft, welche letztere Form wohl nicht mit der nöthigen Bestimmtheit nachgewiesen ist), oder es gelangt dasselbe gar nicht in die Tuben, sondern verirrt sich in die Beckenhöhle und setzt sich da oder dort hinter den breiten Mutterbändern fest (Abdominalschwangerschaft). In beiden Fällen läuft die Entwicklung des Eies selbst in regelrechter Weise ab und entstehen die normalen fötalen Hüllen, was freilich weniger merkwürdig ist, als dass auch eine Art *Decidua vera* und *Placenta uterina* sich ausbildet und eine Verbindung des Eies mit dem mütterlichen Organismus entsteht, die eine ziemlich gute Ernährung der Frucht ermöglicht. Bei der Abdominalschwangerschaft veranlasst das Ei einen Congestionszustand der benachbarten Theile und bildet sich nach und nach eine solche Hypertrophie des Bauchfelles aus, dass dasselbe befähigt wird, die Rolle der *Mucosa uteri* zu übernehmen, und was die Tubarschwangerschaft anlangt, so ist die hier eintretende Bildung regelrechter mütterlicher Eihüllen, mit Ausnahme einer Reflexa, um das sich entwickelnde Ei leichter zu verstehen, weil ja hier eine Schleimhaut vorhanden ist, welche die des Uterus vertreten kann. Bemerkenswerth ist, dass bei den Tubar- und Abdominalschwangerschaften der Uterus, obwohl er an der Bergung und Ernährung des Eies keinen Antheil nimmt, doch etwas an Grösse zunimmt und in seiner Schleimhaut hypertrophisch wird, so dass sich neben der andern eine ächte *Decidua vera* wenigstens in der Anlage bildet. Ganz dasselbe findet in dem leeren Uterustheile statt, wenn in einem Uterus duplex oder bicornis nur Ein Fötus sich entwickelt.

Zwillingsschwangerschaften.

Bei Zwillingsschwangerschaften zeigen die Eihüllen und die Placenten ein sehr verschiedenes Verhalten und sind folgende Fälle zu unterscheiden.

1. Es finden sich zwei ganz getrennte Eier mit zwei Placenten und zwei *Deciduae reflexae.*

Diese Form erklärt sich am leichtesten, wenn man annimmt, dass 2 Eier durch verschiedene Tuben in den Uterus eintraten und in einer gewissen Entfernung von einander sich einpflanzten. In zwei Fällen, die ich genau untersuchte, zeigte der Eine zwei ganz getrennte, aber z. Th. verklebte Reflexae, der andere zwei an der Berührungsstelle der Eier dergestalt verwachsene Reflexae, dass dieselben nur Eine einzige sehr dünne Lage darstellten, in die von beiden Seiten her die Zotten der zwei glatten Theile des Chorion sich einsenkten. Ausserdem war die Eine Placenta an der einen Hälfte eine *Pl. marginata* (s. unten).

2. Zwei ganz getrennte Eier besitzen nur Eine Reflexa.

In diesem Falle, der häufiger ist als der vorige (Hyrtl), sind die Placenten verwachsen, aber die Umbilicalgefässe getrennt. Das Chorion ist doppelt, aber an der Berührungsstelle verwachsen und nicht in zwei Lamellen trennbar (Hyrtl). Derselbe setzt voraus, dass zwei Eier nahe beisammen im Uterus sich fixirten, was am leichtesten geschehen wird, wenn die Eier durch einen und denselben Eileiter eintreten, mögen sie nun aus Einem Follikel stammen oder nicht.

3. Es finden sich zwei Amnion, zwei Nabelschnüre, Eine Placenta, Ein Chorion, Eine Reflexa.

Nach Hyrtl häufiger als 1 und 2, nach Späth seltener. Die fötalen Gefässe der beiden Nabelschnüre anastomosiren immer auf der Placenta (daher bei Zwillingen immer auch der peripherische Theil der Nabelschnur des Erstgebornen zu unterbinden ist) und sind die Zwillinge Eines Geschlechtes. Die Erklärung dieser Fälle ist noch zweifelhaft. Entweder waren Anfangs zwei getrennte Chorion da, wie bei 2, die dann nachträglich an der Berührungsstelle schwanden (Bischoff), oder es war der Ausgangspunct ein Ei mit doppeltem Dotter, wie sie Barry und Wh. Jones gesehen haben wollen, ebenso Bischoff wenigstens in Andeutung, oder ein Ei mit zwei Keimbläschen, wie ich sie beim Menschen gesehen (Gewebel. 5. Aufl. Fig. 400 *D*). Aus solchen Eiern könnten möglicherweise zwei Keimblasen und zwei Chorion innerhalb Einer *Zona pellucida* entstehen und müsste dann noch eine Verschmelzung der beiden Chorion angenommen werden. Noch zusagender aber scheint mir die Vorstellung, dass in diesen Fällen die Entwicklung mit zwei Fruchthöfen in einer gewissen Entfernung von einander auf Einer Keimblase begann. Diess gäbe zwei Amnion, aber nur Eine seröse Hülle, und würde dann nothwendig eine Verschmelzung der beiden Allantois und ihrer Gefässe bei ihrer Ausbreitung innen an der serösen Hülle eintreten müssen. Der Dottersack müsste einfach sein mit zwei Dottergängen. Solche Eier mit Einem Dottersacke, zwei Dottergängen, zwei Amnion und zwei Allantois haben ich beim Hühnchen und Dr. M. Braun bei Eidechsen gesehen (Braun, in Würzb. Verhandl. Bd. VIII, 1876), und Panum beschreibt wenigstens getrennte Fruchthöfe auf Einem Dotter.

4. Wie bei 3, nur ist auch das Amnion einfach.

Ein sehr seltener Fall, der nur eine Keimblase mit zwei getrennten Embryonen auf Einem Fruchthofe als Ausgangspunct gehabt haben kann, wie ihn C. F. Wolff (*Ovum simplex gemelliferum in Novi Comment. Ac. Petropol. Tom. XIV 1770*) und Allen Thomson (*Edinb. Monthly. me-*

dical Journ. 1844) vom Hühnchen beschrieben haben und der den nächsten Uebergang zu den Doppelmissbildungen darstellt.

Drillingsschwangerschaften.

Bei Drillingen hat man den Fall 3 mit Einem Chorion gesehen, aber auch getrennte Chorion (Nr. 2), ja selbst getrennte Reflexen (Nr. 1). In Einem Falle war ein Ei selbständig, die andern beiden nach dem Typus 3 vereinigt. Von Fünflingen ist ein Fall bekannt, in dem 3 Embryonen Eine Placenta und Ein Amnion hatten und die andern zwei ebenso sich verhielten. (*Biblioth. Med. T. XIX pag. 374.*)

Anmerkung. Das oben erwähnte lamellöse Gewebe des *Chorion frondosum* älterer Placenten (Schlussplatte, Winkler, *pro parte?*), das bis jetzt Niemand als Langhans wahrgenommen zu haben scheint, wie ich aus schriftlichen Mittheilungen desselben weiss, zeigt einen eigenthümlichen Bau. Nach meinen Erfahrungen erscheint dasselbe in zwei etwas abweichenden Formen. Die eine kann ich nicht besser bezeichnen, als indem ich sie weiches Knochengewebe nenne, indem in einer hellen, homogenen Zwischensubstanz zahlreiche kleine sternförmige Höhlungen sich finden, sodass das Ganze den Eindruck von Lamellen entkalkten Knochens macht. Behandelt man solche Lamellen mit Säuren, so kommen Kerne von länglicher und rundlicher Gestalt zum Vorschein, und erscheinen die Höhlungen wie sternförmige anastomosirende Zellen. Eine zweite seltenere Form ist die, dass in einer ganz gleichen Grundsubstanz prachtvolle anastomosirende Kanälchen von 3,8—5 μ Breite vorkommen mit Erweiterungen an den Knotenpuncten bis zu 7,6 μ, mit scharfen Rändern und hellem Inhalte wie Flüssigkeit, und stellenweise mit Kernen und kernähnlichen Gebilden. Das Ganze gleicht täuschend anastomosirenden Fadenpilzen, wie sie in thierischen Hartgebilden vorkommen, ohne dafür gehalten werden zu können, oder feinen Capillarnetzen und verdient mehr als Alles, was mir bisher zu Gesicht gekommen ist, den Namen von Saftkanälchen. Essigsäure brachte auch in diesem Falle deutliche Kerne und den Anschein anastomosirender Zellen hervor.

Placentae marginatae nenne ich Placenten, bei denen das Chorion nur an einem bald grösseren, bald kleineren Theile der Fötalfläche des Kuchens sich inserirt, und den Rand frei lässt. Solcher Placenten sind mir in den letzten zwei Jahren 4 in die Hände gekommen, und können dieselben somit nicht selten sein, doch habe ich sie bis jetzt nirgends erwähnt gefunden, namentlich auch nicht in der Monographie von Hyrtl, ohne behaupten zu wollen, dass sie nicht schon gesehen seien. An diesen Placenten ist die Fötalfläche am Rande bis auf 6 und 7cm. Breite von einer Fortsetzung der Vera und Reflexa überzogen und lassen sich hier sogar beide Häute leicht von einander lösen. Es ist somit die Schlussplatte Winkler's, meine *Decidua subchorialis*, an diesen Placenten in viel grösserer Ausdehnung vorhanden als sonst, und verleiht dieser Umstand diesen Placenten ein grösseres Interesse. Ausserdem bemerke ich, dass, weil das *Chorion frondosum* nur die Mitte dieser Placenten einnimmt, die grossen Gefässe auch nur in der Mitte derselben sich ausbreiten, welche wie eine Art seichter Mulde erscheint und durch einen Ringwulst vom Rande geschieden ist. Von diesem Rande des *Chorion frondosum* an laufen dann auch die Stämme der Chorionbäumchen ganz horizontal und oberflächlich unter der *Decidua*

subchorialis bis zum Rande der Gesammtplacenta. Die 4 genannten Placenten maassen in der Breite: 1) 14—16 cm; 2) 15—18 cm; 3) 12—16 cm; 4) 15—16 cm und die von der *Decidua subchorialis* bekleideten Randtheile bei 1) 2,7—4,5 cm; bei 2) 2,0—6,2 cm; bei 3) 2,1—7,2 cm und bei 4) 1—2 cm. — Der Durchmesser des *Chorion frondosum* betrug in dem ausgeprägtesten Falle (Nr. 3) nicht mehr als 5—7 cm.

In Betreff des speciellen Verhaltens der fötalen Gefässe der Placenta und mannigfacher Abweichungen ist das Prachtwerk von Hyrtl zu vergleichen. Hier erwähne ich nur noch 1) die *Vasa aberrantia*, welche über die Placenta hinaus in das *Chorion laeve* gehen (Hyrtl, Tab. IX), welche desshalb von Interesse sind, weil sie als ein Rest der Gefässe erscheinen, die ursprünglich das ganze Chorion versorgen. Hyrtl sah keines dieser Gefässe weiter als 13 mm über den Rand der Placenta hinausgehen, ich dagegen fand vor kurzem in dem Einen *Chorion laeve* von Zwillingen an der Seite, wo beide Chorion sich berührten, Gefässe in 2 Centimeter Entfernung über die Placenta hinaus sich verzweigen. 2) Die *Vasa nutrientia membranae chorii frondosi.* Diese von Hyrtl beschriebenen Gefässe sind an jeder Placenta mit Leichtigkeit zu demonstriren, wenn man die Membran des Chorion durch Essigsäure durchsichtig macht; doch sind dieselben im Ganzen spärlich.

Die mütterlichen Gefässe der Placenta anlangend, ist vor Allem der Ansicht von Braxton-Hicks zu gedenken, nach welchem die im Texte beschriebenen mütterlichen *Sinus* zwischen den Chorionzotten nicht existiren und das mütterliche Blut gar nicht zwischen die Zotten gelangt. Für diese Aufstellung scheinen Fälle zu sprechen, in denen zwischen den Zotten in der That kein Blut sich findet, allein solche Fälle sind den anderen gegenüber doch in der grossen Minderzahl. Will man übrigens diese Angelegenheit mit Bestimmtheit entscheiden, so hat man sich vor Allem des Mittels zu bedienen, frische, möglichst unversehrte Placenten oder schwangere Uterus in Alkohol zu erhärten und dann feine Schnitte durch die Placenta anzulegen, an denen man die kleinsten Mengen mütterlichen Blutes in den intervillösen Räumen mit Leichtigkeit erkennt. Ausserdem ist noch das vorsichtige Aufschneiden des subchorialen Lacunennetzes an der frischen Placenta zu empfehlen, in welchem ich nie mütterliches Blut vermisste. Gegen Braxton-Hicks spricht ausserdem unwiderleglich die nicht zu bezweifelnde Thatsache, dass die Randvene durch eine Anzahl von Oeffnungen unmittelbar in intervillöse Räume führt.

Die Streitfrage, ob die Chorionzotten eine Bekleidung von einer mütterlichen Haut haben, geht auch in unseren Tagen fort und bemerke ich in dieser Beziehung folgendes. Die Frage, ob das Epithel der Chorionzotten fötal oder mütterlich (Ercolani) sei, ist nicht im Ernste discutirbar, da die Chorionzotten und das Chorion, lange bevor sie mit dem Uterus verwachsen, ihr Epithel besitzen. Es kann sich daher nur darum handeln, ob ausser diesem Epithel noch eine Bekleidung der Chorionzotten vorhanden sei. Winkler glaubt als solche ein Endothel gefunden zu haben, doch vermisst man bei ihm jede genauere Beschreibung und Abbildung dieses Häutchens, und scheint er durch den Nachweis eines Epithels in der Randvene, der leicht zu bestätigen ist, veranlasst worden zu sein, ein solches auch zwischen den Zotten anzunehmen. Ich habe auch mit Hülfe des Höllensteins auf den Zotten nie etwas der Art gesehen, eben so wenig an den subchorialen Sinus, wohl aber in allen Gefässen

der *Decidua placentalis*, die noch von mütterlichem Gewebe umgeben waren. Zu Täuschungen in Betreff einer zweiten Zottenhülle können Veranlassung geben, wie wir oben sahen, die äussere, mehr homogene Lage der Epithelzellen der Zotten, die oft als eine Art Cuticula auf weite Strecken sich abhebt und ausserdem der Umstand, dass in vielen Fällen das Epithel der Zottenspitzen auf relativ grössere Strecken keine Kerne enthält und nur aus einer dünnen Lage von Protoplasma besteht. Hebt sich eine solche Stelle ab, so erscheint sie wie eine fremdartige Hülle, die jedoch immer leicht als das erkannt wird, was sie ist.

Die Zellennetze des Nabelstranges lassen sich, wie Köster gezeigt und neulich Tait bestätigt hat, durch Einstich injiciren. Doch möchte ich nicht alles, was Köster abgebildet hat, hierher beziehen. Sollten die scheinbaren Zellennnetze wirklich von platten Zellen begrenzte Saftkanälchen sein, — was ich für möglich, aber nicht für entschieden halte, und wogegen mir besonders der Umstand zu sprechen scheint, dass dieselben in entschiedene Netze zarter und kleinerer Zellen übergehen — so könnten dieselben, wie mir scheint, nur eine beschränkte Ausdehnungsfähigkeit besitzen.

Eihäute der Säugethiere.

Da die Bildungsgeschichte der menschlichen Eihäute nur dann richtig verstanden werden kann, wenn man auch die Verhältnisse der Säugethiere kennt, so halte ich es für passend, an diesem Orte eine kurze Darlegung der Eihüllen der Säuger zu geben.

Mit Bezug auf die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht zeigen die Säugethiere 2 Typen, indem bei den einen die fötalen und mütterlichen Theile nur lose aneinander liegen, bei den andern eine Verbindung beider besteht.

Mammalia achoria.

I. *Mammalia achoria* (*M. implacentalia* Owen).

Die Säugethiere, bei denen keinerlei Verbindung zwischen Mutter und Frucht besteht, sind nach Owen's Entdeckung die Beutelthiere, zu denen wahrscheinlich auch die Monotremen gehören und hat Owen dieselben im Gegensatze zu den Andern als *Mammalia implacentalia* bezeichnet. Da jedoch meiner Meinung nach auch von den sogenannten *Mammalia placentalia* viele keine Placenta besitzen, so werde ich die einen als *Mammalia choriata*, die anderen als *achoria* bezeichnen.

Beutelthiere.

Von den *Mammalia achoria* kennen wir bis jetzt nur den ausgetragenen Fötus des Känguruh (*Macropus major*) durch Owen. Derselbe war bei einer Länge von 7‴ in gerader Richtung, 1″ 4‴ längs des Rückens gemessen, in eine sehr zarte Eihaut ohne Zotten und Gefässe eingeschlossen, die den Fötus etwa um das Dreifache an Länge übertraf und höchst wahrscheinlich die seröse Hülle war. Innerhalb derselben befand sich der Fötus mit seinem Amnion, ferner ein Dottersack von derselben Grösse wie die äussere Eihaut mit starken *Vasa omphalo-mesenterica*, der theilweise mit der letzteren Haut verwachsen war, aber keine Spur einer Allantois oder von Allantoisgefässen. Da jedoch Owen bei einem jungen Känguruh von 1″ 2‴, das vor kurzem erst in den Beutel eingetreten war, eine Harnblase und einen bis zum Nabel sich erstreckenden Urachus, auch zwei Nabelarterien (aber keine Nabelvene) auffand, so vermuthet er, dass am Ende des Fötallebens beim Känguruh auch noch eine Allantois sich bilde, die aber eine gewisse, geringe Grösse nicht überschreite und keine Verbindung mit der Mutter darstelle.

Die Monotremen (Ornithorhynchus und Echidna) rechnet Owen ver-

muthungsweise auch hierher, gestützt auf die Grösse ihrer Eier und den Umstand, dass diese frei im Uterus vorgefunden wurden (Phil. Trans. 1834. S. 555).

II. *Mammalia choriata* (*M. placentalia* Owen). *Mammalia choriata.*

Diese Säugethiere besitzen alle ein mit Zotten besetztes Chorion, sind jedoch untereinander wieder sehr verschieden, indem bei den einen die Verbindung zwischen Mutter und Frucht sehr innig ist, und bei der Geburt ein Theil der *Mucosa uteri* typisch sich ablöst, bei den andern das gerade Gegentheil davon stattfindet (E. H. Weber). Diesem zufolge kann man mit Huxley diese zwei Gruppen als Deciduata und Nondeciduata bezeichnen.

A. *Mammalia nondeciduata.* *Mammalia nondeciduata.*

Die Chorionzotten stecken in Gruben der Uterinschleimhaut, die erst zur Zeit der Gravidität sich entwickeln, und ziehen sich bei der Geburt ganz und gar aus denselben heraus, auch wenn sie noch so reich verästelt sind.

Von diesem Typus giebt es zwei Abarten:

1. In dem einen Falle ist das Chorion nur mit kleineren einfacheren Zotten besetzt, die in einfacheren Gruben der Uterinschleimhaut stecken und sehr leicht von derselben sich ablösen, und fehlen placentaähnliche Bildungen ganz, daher auch der Name »*Placenta diffusa*« für diese Art nichts weniger als passend ist. Typus des Schweines.

Solche Verhältnisse finden sich beim Schweine, dem Tapir, *Hippopotamus*, den Einhufern, den Cetaceen (*Balaenoptera Sibbaldii*, *Orca gladiator*, *Phocaena*, *Platanista*, *Orcella*), bei der Gattung *Manis* unter den Edentaten (Sharpey, Turner) und bei einigen Abtheilungen der Wiederkäuer, wie den *Camelidae* und auch den *Tragulidae* (Babo, A. M. Edwards).

Am längsten bekannt ist das Ei des Schweines durch v. Baer und Eschricht. Die Form desselben und seine innere Beschaffenheit stimmt in allen wesentlichen Verhältnissen mit denen der Wiederkäuer überein (siehe unten), indem das Ei ebenfalls eine beträchtliche Länge, einen zweizipfeligen Dottersack und eine doppelt ausgezogene Allantois besitzt, welche dann später das Chorion bildet. Dieses ist an seiner ganzen Oberfläche, mit Ausnahme einer ungefähr 7 cm. langen Strecke an jedem Ende, mit kleinen zottigen Erhebungen oder Falten besetzt, welche in entsprechende Vertiefungen der Uterinschleimhaut eingreifen, so jedoch, dass eine Trennung der Eier vom Uterus leicht möglich ist. Diese Erhebungen tragen die letzten Enden der *Vasa umbilicalia*, doch ist zu bemerken, dass auch die Zwischenräume derselben von einem Capillarnetze der nämlichen Gefässe eingenommen werden und an den Wechselwirkungen zwischen Mutter und Frucht Antheil zu nehmen im Stande sind. Die Schleimhaut des Uterus zeigt da, wo der zottige Theil des Chorion anliegt, ein Epithel und Uterindrüsen, welche letzteren an mehr glatten Stellen ausmünden, denen entsprechend auch das Chorion keine Zotten besitzt (Eschricht, Turner). Im Uebrigen ist die Mucosa an den Stellen, wo sie die Chorionzotten aufnimmt, reich an Gefässen, die in gewohnter Weise Capillarnetze bilden.

Im Wesentlichen ähnlich verhält sich das Chorion und die *Mucosa uteri* der übrigen genannten Thiere, nur dass die Zotten des Chorion und ihnen entsprechend auch die Vertiefungen des Uterus in Grösse und Form manchen Wechseln unterliegen, und dass die zottenfreien Stellen nicht immer an den

Enden des Chorion sich finden, welche auch, wie beim Pferde, Zotten tragen können. Nirgends ferner haben die Zotten etwas mit den Uterindrüsen zu thun, doch giebt es Fälle, wo Drüsen in gewisse der Gruben einmünden, die die Chorionzotten aufnehmen, wie bei *Orca* (Turner).

Tragulus. Die Gattung Tragulus habe ich auf die Autorität von Babo und A. Milne Edwards hier eingereiht; nun finde ich aber bei einer eben vorgenommenen Untersuchung von *Tragulus Kanchil* (?), dass die Verhältnisse dieser Art mehr mit denen der gewöhnlichen Wiederkäuer stimmen. Allerdings fehlen Cotyledonen der gewöhnlichen Art, dagegen ist die Uterinschleimhaut in eine 1—2 mm. dicke Platte erhoben, die an ihrer Oberfläche von ebenso vielen Oeffnungen durchbohrt ist, als das Chorion Zotten trägt. Diese Zotten, die meist abgeplattet, 1—2 mm. lang und im Ganzen genommen einfach sind, obschon die Enden Andeutungen von Aestchen zeigen, sitzen fest in der grossen flachen Cotyledo ähnlichen Platte der Mucosa, und lassen sich nur am Rande Einer Stelle, wo das Chorion keine Zotten trägt, die mit Bezug auf ihren Sitz nicht genauer zu bestimmen war, aus ihren Gruben herausziehen, wobei sich dann ergiebt, dass die Schleimhautplatte oder die *Placenta uterina* am Rande in kleine getrennte Wärzchen von 0,2 — 0,5 — 1 mm. sich auflöst, welche genau wie Miniaturcotyledonen beschaffen sind. Alle Gruben der *Placenta uterina* sind von einem schönen Epithel z. Th. mit vielkernigen grossen Zellen ausgekleidet, welchem das Epithel der Chorionzotten dicht anliegt und sehen Drüsen ähnlich aus, auch münden in einzelne derselben tieferliegende Uterindrüsen; nichtsdestoweniger vermag ich nicht, dieselben für Uterindrüsen zu erklären, indem in der Gegend der Mucosa, die der zottenfreien Stelle des Chorion entspricht, Furchen und Gruben der Schleimhautoberfläche neben wahren Uterindrüsen vorkommen. Hier trägt das Chorion Falten, die nach und nach mit kleinen Zöttchen sich besetzen und schliesslich Zottenbüscheln Platz machen. — Dem Gesagten zufolge steht die Verbindung von Mutter und Frucht bei *Tragulus Kanchil* derjenigen der Wiederkäuer sehr nahe und kann die Placenta dieses Thieres als ein grosser flacher Cotyledo angesehen werden.

Manis. Bei Manis fand Sharpey (Huxley, *Elements of comparative Anatomy, London 1864, pg. 112*) die Allantois an den Enden glatt und auch in ihrem mittleren Theile mit einem kahlen Streifen. Statt der Zotten fanden sich feine anastomosirende Leisten, ähnlich wie in der Gallenblase, nur zarter und ähnliche Erhebungen zeigte auch die innere Oberfläche des Uterus, in dessen Schleimhaut die Drüsen gut erhalten waren. Der Dottersack war spindelförmig.

Typus der Wiederkäuer. 2. Im zweiten Falle sind die Chorionzotten reich verzweigt und tief in Hohlräume der gewucherten Uterinschleimhaut eingesenkt. Zugleich stehen die mütterlichen und fötalen Theile so, dass zahlreiche placentaähnliche Bildungen entstehen (Cotyledonen).

Diesem Typus gehören die meisten Wiederkäuer an, deren Ei (Fig. 238) einen langen spindelförmigen Schlauch darstellt. Hat dieses Ei eine gewisse Entwicklung erlangt, so findet man, dass die äussere Begrenzung desselben von dem Chorion gebildet wird, welches da und dort Haufen oder Büschel von Zotten trägt, die rundliche, bei einigen Gattungen convexe, bei anderen an der Endfläche vertiefte Erhebungen bilden.

Diese Massen, welche in grösseren Abständen über die ganze Oberfläche des Eies zerstreut sind und nur an den zugespitzten Enden desselben fehlen, nennt man die Cotyledonen; dieselben sind jedoch nichts Anderes, als kleine

fötale Placenten. Das Chorion mit Ausnahme der Enden desselben ist ferner gefässhaltig, indem die Umbilicalgefässe nicht nur auf's reichlichste in den Cotyledonen sich verästeln, sondern auch in den Zwischenstellen sich ausbreiten. Diesen meist zahlreichen kleinen fötalen Placenten entsprechend besitzt nun die Schleimhaut des Uterus von Stelle zu Stelle Erhebungen, wie grosse Wülste, welche die mütterlichen Placenten darstellen. Fötale und mütterliche Placenten oder Frucht- und Mutterkuchen greifen auf's Innigste in einander ein und entsprechen sich in der Form ganz genau; ist nämlich der Fruchtkuchen convex, so stellt der Mutterkuchen eine mit napfförmiger Grube versehene Erhebung dar und umgekehrt. Bemerkenswerth ist ferner,

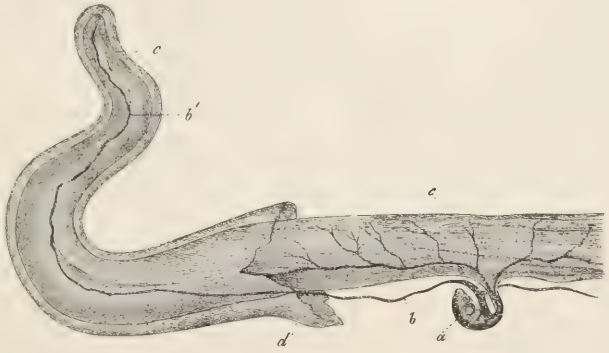


Fig. 238.

dass man beide Theile von einander trennen kann, was zwar weniger leicht an frischen Eiern, dagegen kurze Zeit nach dem Tode vollständig gelingt, so dass die Zotten der Cotyledonen, wie Weber sagt, aus den Gruben der Mutterkuchen sich herausziehen lassen, wie der Säbel aus der Scheide, oder eine Hand aus dem Handschuh. Wie bei den Carnivoren und Nagern (siehe unt.), so findet sich nach E. H. Weber auch bei den Wiederkäuern in den mütterlichen Placenten keine Spur einer Ersetzung der Capillaren durch weite wandungslose Lacunen, ja es sind hier, abgesehen von der Menge, die Capillaren nicht einmal auffallend entwickelt.

Die übrigen Theile des Eies verhalten sich folgendermaassen: Der Embryo ist, wie gewöhnlich, vom Amnion umschlossen und ein Nabelstrang vorhanden, welcher die Stämme der Umbilicalgefässe zur Allantois führt und auch den Urachus enthält. Die Allantois selbst ist ein zweizipfeliger Sack, dessen Gefässhaut und Epithel ursprünglich ganz genau aneinander liegen, später jedoch wächst die Gefässschicht rascher, legt sich an die seröse Hülle an und bildet die eigentliche Grundlage des Chorion, welches nun im Innern einen zweizipfeligen Sack, die Epithelialschicht der Allantois enthält, die v. Baer fortan

Fig. 238. Embryo des Rehes mit den Hüllen. Nach Bischoff, nicht ganz ausgezeichnet. *a* Embryo; *b* zweigespaltener Dottersack; *b'* fadenförmiges Ende desselben; *c* zweizipfelige Allantois mit ihren Gefässen; *c'* blinder Zipfel der Allantois; *d* seröse Hülle.

als Allantois im engeren Sinne bezeichnet. Sicher ist auf jeden Fall, dass die Gefässlage des Harnsackes später eine bedeutende Selbständigkeit beurkundet. So bildet sich dieselbe auch zu den Theilen des Eies hin, zu welchen die Allantois als Ganzes nie hingelangt, nämlich in die Gegend, wo das Amnion der serösen Hülle anliegt, und zwar durch Vermittelung einer gallertigen im Innern des Eies befindlichen Masse, so dass dann später die Gefässschicht der Allantois einen vollkommen geschlossenen Sack bildet, der in seiner Form genau der serösen Hülle entspricht und mit ihr eben das Chorion darstellt, eine Bildung, deren Entwicklung aus der zweizipfeligen Allantois später nicht mehr zu erkennen ist.

In den Eiern der Wiederkäuer findet sich auch ein eigenthümlich geformter Dottersack, indem derselbe in geringer Entfernung vom Darme in zwei Aeste sich spaltet (Fig. 238 bb′), welche, bald fadenförmig sich verdünnend, rechts und links nach den Enden der Eier verlaufen. Blutgefässe finden sich nach Coste ursprünglich am ganzen Dottersacke, später jedoch verschwinden dieselben an den atrophirenden Zipfeln und ziehen sich auf den mittleren Theil des Organes zurück, der zuletzt allein noch übrig bleibt.

Das Ei der Wiederkäuer entwickelt sich in folgender Weise: Anfangs ist dasselbe, wie das der Nager und Carnivoren, kugelrund und kommt in dieser Gestalt, umgeben von der Dotterhaut, in den Uterus. Hier wächst dasselbe mit allen seinen Theilen, Keimblase sowohl wie Dotterhaut, in die Länge, und auf der langgestreckten Keimblase entwickelt sich dann in gewöhnlicher Weise ein Fruchthof und ein Embryo, während zugleich offenbar vom Uterus abstammende Flüssigkeit zwischen Dotterhaut und Keimblase sich ansammelt. Ist das Amnion und die seröse Hülle gebildet, so legt sich die letztere nach und nach an die Dotterhaut an und trennt sich immer mehr vom Dottersacke oder dem inneren Blatte der Keimblase, dem sie ursprünglich anliegt. In den so zwischen Dottersack und seröser Hülle entstehenden Zwischenraum entwickelt sich die Allantois hinein, die in Form zweier hakenförmig gekrümmter Anhänge am hinteren Leibesende hervorsprosst, und erfüllt bald den ganzen Raum der serösen Hülle, indem zugleich ihre Epithelialschicht und die Gefässlage so voneinander sich trennen, wie oben angegeben wurde. Die Dotterhaut (*Zona pellucida*) des Eies der Wiederkäuer bekommt niemals eine Eiweissschicht und entbehrt auch der structurlosen Wärzchen, die wir von den Nagern kennen. Sobald das Gefässblatt der Allantois an die seröse Hülle und diese an die Dotterhaut sich angelegt hat, verschwindet diese primitive Eihaut und entwickelt nun das Chorion, d. h. die Gefässhaut der Allantois plus der serösen Hülle, seine Zotten, die nach und nach die schon beschriebenen Cotyledonen bilden.

Ausser den Cotyledonen finden sich nach v. Baer und E. H. Weber am Chorion der Wiederkäuer noch zotten- oder faltenartige Erhebungen zwischen denselben, welche den Mündungen der Uterindrüsen gegenüber ziemlich entwickelt und auch sehr gefässreich sind, ein Umstand, welcher der Vermuthung Raum gestattet, dass das Secret der Uterindrüsen vom Eie resorbirt werde. Was ferner die Betheiligung der Uterindrüsen an der Bildung der Placenta anlangt, so nahm E. H. Weber seiner Zeit an, dass die Zotten in dieselben hineinwachsen, wogegen Bischoff, wie schon lange vorher Eschricht mittheilt, dass (beim Rehe) die Stellen des Uterus, die zu den Mutterkuchen sich gestalten, gar keine Uterindrüsen enthalten, während dieselben um die Cotyledonen

herum reichlich sich finden, welche Auffassung durch die neuesten Untersuchungen von Ercolani und Turner nur bestätigt wird.

Die Gruben und Vertiefungen der mütterlichen Cotyledonen, in denen die Chorionzotten stecken, sind alle von dem Epithel der Mucosa bekleidet und kommen somit auch bei dieser Form der Verbindung von Mutter und Frucht zweierlei Epithelien in Berührung. Ausserdem verdient Beachtung, dass aus den mütterlichen Cotyledonen der Wiederkäuer eine milchige Flüssigkeit sich auspressen lässt, welche schon Harvey als der Ernährung des Fötus dienend ansah. Diese »Uterinmilch« (Haller) enthält Eiweiss und Fett und besteht mikroskopisch wesentlich aus abgelösten fetthaltigen Epithelzellen der Gruben der mütterlichen Cotyledonen.

Mammalia deciduata.

B. Die fötalen und mütterlichen Theile sind in einer Placenta innig verbunden und löst sich bei der Geburt immer ein Theil der *Mucosa uteri* mit ab (*Mammalia deciduata* Huxley).

Dieser Typus zeigt zwei Unterformen und zwar einmal Eihüllen mit ringförmiger und zweitens solche mit scheibenförmiger Placenta.

Typus der Carnivoren. *Placenta zonaria.*

1. Die ringförmige Placenta (*Placenta zonaria*), die nach den bisherigen Erfahrungen vor Allem die Carnivoren und Flossenfüsser bezeichnet, aber auch bei dem Elephanten (Owen, Turner) und bei Hyrax (E. Home, Huxley, Turner contra H. M. Edwards) sich findet, ist am Besten vom Hunde und der Katze bekannt.

Hund.

Beim Hunde ist das Ei rund, wird aber bald tonnenförmig und entwickelt aus der serösen Hülle hohle Zöttchen, jedoch nicht überall, sondern nur in einer breiten Zone ringsum in der Mitte, während die Pole glatt bleiben. Im ferneren findet man folgende Verhältnisse. Der Embryo hat einen grossen Dottersack, welcher in die Zipfel des Eies hineinreicht; auf der rechten Seite desselben ist die Allantois hervorgewachsen, welche, sobald sie etwas grösser geworden ist, an den zottentragenden Theil der serösen Hülle sich anlegt, nach und nach um den Dottersack und den Embryo herum wächst, mit ihren Blutgefässen in die hohlen Zöttchen der serösen Hülle sich hineinbildet und so in Verbindung mit derselben das eigentliche Chorion oder, genauer bezeichnet, die *Placenta foetalis* bildet (Fig. 239). Beachtung verdient jedoch, dass beim Hunde die Allantois als Blase sich erhält, und somit nur die äussere, der serösen Hülle anliegende Wand derselben (Fig. 239 *fa, la*) an der Bildung des Chorion sich betheiligt, während die innere

Fig. 239.

Fig. 239. Ei eines Hundes im Querschnitte dargestellt. Nach Bischoff. *sh* seröse Hülle; *fa* Faserschicht der äusseren Wand der Allantois; *la* Epithel derselben; *fa'* Faserschicht der innern Wand der Allantois; *la'* Epithel derselben; *ag* Allantoisgefässe; *e* Embryo; *d* Höhle des Darmkanals mit *ds* derjenigen des Dottersackes in Verbindung; *fd* gefässhaltige Lage des Dottersackes; *ed* Epithel desselben; *a* Amnion.

Wand am Dottersacke und Amnion anliegt. Aus dem Bemerkten ergiebt sich mithin, dass beim Hundeeie zwei zottentragende Eihüllen auftreten und zwar: 1. die seröse Hülle mit ihren zelligen Productionen ohne Gefässe und 2. das eigentliche bleibende Chorion, welches dadurch entsteht, dass die Allantoisgefässe in die hohlen Zotten der serösen Hülle hineinwachsen.

Die Placenta des Hundes kommt dadurch zu Stande, dass die ringförmige zottentragende Fläche des Chorion mit einer gleichgeformten, ringförmigen, gewucherten Stelle des Uterus sich verbindet, welche nach Sharpey (in der englischen Uebersetzung der Physiologie von J. Müller durch Baly) nichts Anderes als eine Wucherung der Schleimhaut ist, und die nämlichen Elemente, wie diese zeigt, namentlich sehr schöne, ebenfalls vergrösserte Uterindrüsen. Sharpey hat ferner seiner Zeit angegeben, dass die Chorionzotten in diese Drüsen, d. h. wenigstens in die Anfänge derselben hineinwachsen, welche dann, entsprechend der Wucherung der Chorionzotten, sich vergrössern und zu bedeutenden Säcken mit Verästelungen sich gestalten, während der äussere tiefere Theil der Drüsen unverändert bleibt. Nach und nach gehen dann in der so zu Stande gekommenen Placenta die drüsigen Elemente verloren, wogegen die mütterlichen Blutgefässe sehr stark sich entwickeln und nach E. H. Weber's Untersuchungen, der ebenso, wie später Bischoff, Sharpey's Angaben nach allen Seiten zu bestätigen vermochte (Nr. 260), sehr dünnwandige, 0,36 mm weite Capillaren zeigen, welche von allen Seiten von den ebenfalls gefässhaltigen Auswüchsen des Chorion umgeben sind, so dass eine sehr innige Wechselwirkung des mütterlichen und des fötalen Blutes ermöglicht wird. Wie in der menschlichen Placenta finden sich demnach in der Uterinplacenta des Hundes (und auch der Katze nach Weber und Eschricht), zwar sehr weite Bluträume, dagegen besitzen dieselben wirkliche Wandungen und fehlen die hüllenlosen *Venensinus*, die die menschliche Placenta zu einem so auffallend gebauten Organe machen, eine Beobachtung, die eigentlich zuerst von Eschricht an der Placenta der Katze gemacht wurde. Bei der Geburt stossen sich nur die inneren Theile der gewucherten Uterinschleimhaut oder der *Placenta uterina* ab und werden die zurückbleibenden Theile zur Wiederherstellnng einer neuen Mucosa verwendet.

An dieser Darstellung ist der Theil, der sich auf die Beziehungen der Zotten zu den Uterindrüsen bezieht, in neuester Zeit Gegenstand der Controverse geworden, indem Ercolani und Turner behaupten, dass auch bei den Carnivoren die Chorionzotten nicht in Uterindrüsen hineinwachsen, sondern von besonderen Gruben der Mucosa aufgenommen werden. Auch bestreiten beide diese Forscher bei der Hündin das Vorkommen von zweierlei Drüsen, wie sie Sharpey und Bischoff beschrieben hatten. Ich bin für einmal nicht in der Lage in diesem Streite eine Entscheidung geben zu können und bemerke nur noch, dass auch Friedländer bei brünstigen Hündinnen zweierlei Drüsen fand, während ausser dieser Zeit nur Eine Art von solchen Organen vorhanden war, eine Beobachtung, die vielleicht geeignet ist, die widersprechenden Angaben zu vereinen.

Auch bei dieser Form der Placenta sind die mütterlichen Gruben, die die Chorionzotten aufnehmen, von Epithel bekleidet. Ercolani bezeichnet aus diesem Grunde die umgewandelte Schleimhaut an der Placentarstelle als eine Art drüsigen Organes (*Organo glandulare*), und ist der Meinung, dass die neugebildeten Schleimhautgruben einen Saft bereiten, der von den Chorionzotten

aufgenommen werde und zur Ernährung des Fötus dient, eine Anschauung, der Turner beipflichtet.

Sehr eigenthümlich ist, was Turner von der Placenta eines Seehundes (*Halichaerus gryphus*) meldet. Hier sollen gewisse Enden der Excrescenzen des Chorion untereinander zu einer Membran sich vereinen, welche nicht nur die Läppchen der Placenta an ihrer Uterinfläche überziehe, sondern auch zwischen dieselben eine Strecke weit in die Placenta hinein sich erstrecke (l. i. c. Pl. XIX Fig. 5). Bei der Fischotter zeigt nach Bischoff das Chorion eine eigenthümliche Bildung in Gestalt einer Einstülpung in das Innere des Eies von beutelförmiger Gestalt, welche an der dem Mesenterialrande des Uterus gegenüberliegenden Stelle ihre Lage hat und mit mehr weniger zersetztem Blute gefüllt ist. Der Eingang in diesen Beutel wird von einer gewissen Zahl an ihren Spitzen im Epithel gelbroth gefärbter Zotten umgeben, und ähnlich ist auch das Chorionepithel (seröse Hülle) des Beutels selbst gefärbt.

Halichaerus. Lutra.

Einen ähnlichen, nur kleineren Beutel fand Bischoff an derselben Stelle auch bei den Mardern, deren Placenta übrigens keinen geschlossenen Ring bildet, sondern an der Mesenterialseite unterbrochen ist, woselbst bei einigen Eiern ebenfalls meist zwei kleinere Chorion-Beutel vorkommen. Beim Wiesel findet sich nach Bischoff keine Beutelbildung des Chorion, wohl aber an bestimmten Stellen gelbroth gefärbte Zotten mit einigem ausgetretenem Blute und zwar an einer Stelle, gegenüber dem Mesenterium, wo die Placenta unterbrochen ist. Die Placenta des Wiesels ist übrigens an zwei Stellen unterbrochen, und somit doppelt.

Mustela.

Diese eigenthümlichen Pigmentirungen gehören offenbar in Eine Classe von Erscheinungen mit den längst bekannten, grüngefärbten Stellen an den Rändern der Placenten der Hunde und Katzen und an den Zotten des Dottersackes der Spitzmaus. (Siehe unten.) Die betreffenden Farbstoffe sind bald dem Blutfarbstoffe, bald dem Gallenfarbstoffe näher und stehen in gewissen, allerdings noch weiter zu ermittelnden Beziehungen zum Stoffwechsel im Ei, die Breschet seiner Zeit zur Hypothese führten, dass die Placenta ein Organ der Haematose sei, wie die Leber. Man vergl. auch Bischoff l. i. c. und Hundeei S. 106 und H. Meckel in Deutsche Klinik 1852, S. 466, der den Farbstoff der Carnivoren Haematochlorin nannte.

Noch bemerke ich, dass alle Carnivoren eine stärkere oder schwächere Andeutung einer Reflexa zu haben scheinen, indem am Rande der Placentarstelle die *Mucosa uteri* noch eine Strecke weit auf das Chorion übergeht, das übrigens hier auch noch Zotten trägt.

2. Die scheibenförmige Placenta, *Placenta discoidea.*

Placenta discoidea.

Eine solche Placenta findet sich sich bei den Affen, Fledermäusen, Insectivoren und Nagethieren, ausserdem bei den meisten Edentaten, ist jedoch nur bei wenigen Thieren genauer untersucht.

Bei den Affen ist die Placenta zum Theil einfach, zum Theil aus zwei Kuchen gebildet und zwar glaubte Breschet letzteres für die Affen der alten Welt als characteristisch annehmen zu dürfen, und ersteres für diejenigen Americas, allein dieses Gesetz erleidet schon durch den Chimpanse eine Ausnahme, der nach Owen und Rolleston eine einfache Placenta hat und wahrscheinlich kommen noch mehr solche Ausnahmen vor. Bemerkenswerth ist ferner, dass wenigstens bei einem Theile der Affen eine Reflexa da zu sein

Affen.

scheint, wie vor Allem aus Breschet's Abbildungen (Nr. 7) hervorgeht. Im Uebrigen ist nichts Genaueres über die Eihüllen dieser menschenähnlichsten Geschöpfe bekannt, ausser dass sie keine Allantois als Blase und einen verkümmerten Dottersack besitzen. Auch die Placenta ist noch nie an frischen Präparaten untersucht worden und bezieht sich, was Rolleston und Turner über die Placenta von *Macacus nemestrinus* melden, auf alte Spirituspräparate. Immerhin verdient Erwähnung, dass beide diese Forscher den Bau dieses Fruchtkuchens demjenigen der menschlichen Placenta sehr ähnlich fanden.

Lemuriden.

Nachdem man bis vor kurzem alle Affen in ihren Eihüllen als menschenähnlich angesehen hatte, erfuhren wir vor einigen Jahren von A. M. Edwards, dass die Lemuriden bedeutend abweichen. Das Chorion ist hier in grossem Umfange mit Zotten besetzt und bildet mit den Theilen des Uterus, in die es eingreift, eine »glockenförmige« Placenta, über deren feineren Bau jedoch nichts weiter bekannt ist, so dass es selbst noch nicht einmal sicher gestellt ist, ob der mütterliche Theil derselben sich löst oder nicht. (S. Turner, *on the placentat. of the sloths* p. 95, Anmerkung.) Eigenthümlich ist ferner, dass bei diesen Thieren die Allantois (welcher Theil derselben?) als grosser, freier Sack sich erhält. Ueber den Dottersack wird nichts erwähnt.

Cheiropteren.

Die Cheiropteren sind noch wenig untersucht. Reichert meldet (Meerschweinchen S. 145), dass die Fledermäuse eine fast vollständige *Decidua reflexa* besitzen, was Rolleston für Phyllostoma hastatum bestätigt und beifügt, dass zum Chorion auch eine *Arteria omphalo-mesenterica* sich begebe, wie bei den Nagern. Bei Pteropus medius fand Owen die Placenta scheibenförmig und den Dottersack klein, nierenförmig, gefaltet und zwischen der Allantois (?) gelegen. Ich finde bei Vespertilio eine scheibenförmige Placenta, und ein Chorion wie beim Menschen. Der Dottersack ist relativ gross, zwischen Chorion und Amnion im Bereiche der Placenta gelegen, stark gefaltet und äusserlich mit Zotten besetzt.

Insectivoren.

Auch von den Insectivoren (*Centetes, Erinaceus, Sorex, Macroscelides*) weiss man nicht viel. Bei Centetes soll nach Rolleston das Chorion nicht die Form eines Sackes haben und das Amnion frei liegen (?). Ein Dottersack und eine Allantois wurden nicht gefunden. Erinaceus hat nach demselben Autor eine ziemlich vollständige Reflexa, ferner ein Chorion, mit dem an der Placentarseite die Allantois, an der andern der Dottersack verbunden ist, der nach O. Nasse (Müller's Arch. 1868, S. 730) an einem Theile seiner Oberfläche Zotten trägt. Bei Sorex wird nach Nasse ein Dottersack gefunden, der mit Ausnahme der Insertionsstelle des Nabelstranges die ganze Innenfläche des Chorion auskleidet und an seiner Aussenseite mit Zotten besetzt ist, deren Epithel einen schönen grünen Farbstoff enthält, der nichts als Gallenfarbstoff ist. Eine Allantois als Blase fehlt (Nasse) und ebenso eine Reflexa (Rolleston).

Nagethiere.

Placenta des Kaninchens.

Am besten bekannt sind die Nagethiere und habe ich schon oben die Eihäute des Kaninchens geschildert. Von der Placenta dieses Thieres trage ich nach, dass nach J. Mauthner (Nr. 149) dieselbe später ein sehr eigenthümliches Ineinandergreifen von fötalen und mütterlichen Bildungen zeigt. Es sollen nämlich hier die Epithelien der mit blattförmigen Nebenästen besetzten Zotten theilweise mit einander verschmelzen, so dass enge, nach Art von Capillaren verzweigte Lücken zwischen denselben offen bleiben, die mütterliches Blut enthalten. Sind diese Blutgefässe stark ausgedehnt, so ziehen sich die Verbindungen des Epithels zu dünnen Fäden aus, die bei noch grös-

serem Drucke reissen müssten und frägt sich Mauthner, ob nicht vielleicht auch in der menschlichen Placenta solche Epithelbrücken vorkommen. (Man vergl. die hierauf bezüglichen Angaben von Langhans Nr. 138.)

Von anderen Nagern sind untersucht Ratten und Mäuse, die nach Nasse wie die Kaninchen sich verhalten, jedoch nach Rolleston keine Allantois als Blase zeigen, dann *Cavia aperea*, deren Placenta an der mütterlichen Seite gestielt ist und *Cavia cobaya*. Von der merkwürdigen ersten Entwicklung dieses Thieres war schon oben die Rede. Die Umkehrung der Keimblätter, die bei demselben sich geltend macht, führt auch zu einer eigenthümlichen Gestaltung und Entwicklung der fötalen Eihüllen, über welche ich in folgendem kurz das Wichtigste angebe. Da das Ectoderm die innere Lage der Keimblase bildet, so besitzt der Embryo von vorneherein ein fertiges Amnion und fehlt eine seröse Hülle. Das äussere Blatt der Keimblase ist das Entoderma und fehlt somit auch ein Dottersack, wie ich mit Hensen annehme. An dieses Epithelblatt legt sich von der Innenseite her an der Placentarstelle die Allantois an, während zum übrigen Theile die Darmfaserplatte mit den *Vasa omphalo-mesenterica* hinwuchert. Der Embryo liegt anfänglich oberflächlich auf der Keimblase mit dem Rücken gegen ihre innere, mit dem Bauche gegen ihre äussere Oberfläche gekehrt. Mit dem fortschreitenden Verschlusse des Darmes und der Bauchwand sinkt dann aber der Embryo in die Keimblase (Entoderma + Darmfaserplatte) ein und schnürt sich endlich von derselben so ab, dass er in ihr Inneres zu liegen kommt und nur noch durch die *Vasa omphalo-mesenterica* mit ihr in Verbindung steht. So werden die genannten zwei Lagen zu einer äusseren Eihaut, die mit Ausnahme der Placentarstelle das ganze Ei einhüllt, jedoch nie Zotten entwickelt, ausser an einer beschränkten Stelle in der letzten Zeit des Fötallebens. Die *Placenta foetalis* des Meerschweinchens, die aus einem Theile des Entoderma der Keimblase und der Allantois, die später als Blase verschwindet, hervorgeht, besteht aus zwei verschiedenen Abschnitten, doch ist das, was wir über ihren Bau und ihre Entwicklung wissen, so spärlich, dass dieselbe hier nicht weiter besprochen werden kann. Auch mit Bezug auf die Beziehungen des Eies zum Uterus verweise ich auf die Arbeiten von Bischoff, Reichert und Hensen, und hebe nur hervor, dass der erstgenannte Forscher seine frühere Aufstellung zurückgenommen hat, dass das Ei in eine Uterindrüse hineingerathe und hier sich weiter entwickle.

Meerschweinchen.

In dieselbe Abtheilung mit ringförmiger Placenta gehören endlich auch gewisse Edentata und sind wir durch Turner über die Placenta und Eihäute der Faulthiere (*Choloepus*) genau unterrichtet. Dieselben stimmen in vielen Beziehungen mit denen des Menschen überein und ist besonders erwähnenswerth das Vorkommen von sehr weiten mütterlichen Venenräumen in der Placenta von einem Durchmesser von 0,076—0,203mm, welche jedoch alle eine Endothellage als Auskleidung besitzen. Im Uebrigen fand sich eine gelappte, scheibenförmige Placenta, ein Chorion mit einer Reflexa, wogegen eine Allantois als Blase fehlte und ein Dottersack nicht nachzuweisen war. Aehnliche Verhältnisse wie bei *Choloepus* scheinen sich zu finden bei Dasypus (Owen), Orycteropus (Huxley), Cyclothurus didactyla (Mayer, Welcker, M. Edwards), Tamandua tetradactyla (A. M. Edwards), Bradypus (Carus), doch sind bei keinem dieser Geschöpfe die Placenten genauer untersucht und wird es daher nicht unerwünscht sein, dass ich über die Eihäute der Gattung Dasypus einigen Aufschluss geben kann, da die mir unterstellte vergleichend-

Edentata. *Choloepus.*

anatomische Sammlung zwei trächtige Uterus von Gürtelthieren enthält. Bei dem einen Uterus, der einen Embryo von 10 cm enthielt und wahrscheinlich zu *Dasypus gymnurus* gehört, war die Placenta queroval und nahm die oberen zwei Dritttheile des Uterus ein. Der Nabelstrang inserirte sich velamentös und bestand die *Placenta foetalis* aus schönen Zottenbäumchen, die bis zu 15 mm maassen, und im Wesentlichen so gebaut waren, wie beim Menschen. An der *Placenta uterina* war eine Basallamelle (*Serotina, Decidua placentalis*) nicht nachzuweisen, obschon dieselbe wohl sicher vorhanden ist, wohl aber fanden sich eine grosse Zahl von der Schleimhaut aus in die Placenta eindringender Fortsätze, welche dicht unter dem Chorion zu einer bald zarteren, bald dickeren Schlussplatte sich vereinigten. Anderes mütterliches Gewebe war zwischen den Zotten nicht zu entdecken, und ebenso fand sich auch keine die Zotten, deren Epithel gut erhalten war, bekleidende mütterliche Membran. Der zweite, zu *Dasypus novemcinctus* gehörende Uterus enthielt 4 Embryonen von 4,4 cm. Länge, von denen jeder sein Amnion besass, die jedoch alle zusammen, so viel ich ermitteln konnte, innerhalb eines einzigen Chorion lagen, und eine einzige zusammenhängende Placenta besassen! Diese verhielt sich genau so wie in dem ersten Falle, und liess sich hier besonders deutlich am Rande der Placenta der Zusammenhang der Schlussplatte mit der *Mucosa uteri* jenseits der Placentarstelle nachweisen. Eine Reflexa wurde nicht gesehen und ebenso wenig ein Dottersack. Somit gehören auf jeden Fall die Gürtelthiere zu den Deciduata.

Dasypus.

Mit den im vorigen beschriebenen Verbindungsarten von Mutter und Frucht hängt nun auch, worauf E. H. Weber zuerst aufmerksam gemacht hat, der Umstand zusammen, dass bei den einen Geschöpfen eine Abtrennung der Uterinschleimhaut beim Gebäracte stattfindet, bei den anderen nicht. Bei allen Geschöpfen des Typus *B* nämlich wird ein Theil der Uterinschleimhaut als Decidua abgestossen, doch zeigt sich in dieser Beziehung allerdings noch der sehr bemerkenswerthe Unterschied, dass nur bei wenigen Geschöpfen (Mensch, höhere Affen?) die ganze Uterinschleimhaut (*Decidua placentalis, Decidua vera* und *Decidua reflexa*) sich ablöst, während bei den übrigen Thieren dieses Typus nur der Theil der Schleimhaut verloren geht, welcher an der Bildung der Placenta Antheil nimmt, der übrige Theil nicht, mit Ausnahme der Andeutungen von Reflexa, die bei vielen Gattungen vorkommen; es fehlt somit diesen Thieren nicht blos eine vollständigere Reflexa, sondern und vor allem auch eine *Decidua vera*. Bei den Thieren des ersten Typus findet gar kein typischer Verlust der Uterinschleimhaut beim Gebäracte statt. Dass dem beim Schweine so ist, wird aus dem Geschilderten klar sein, allein auch bei den Wiederkäuern ziehen sich die Zotten der fötalen Cotyledonen einfach aus den Mutterkuchen heraus, welche dann nach und nach wieder sich zurückbilden. Und wenn auch diese Zotten wohl immer, wie besonders Turner betont, einen Theil des Epithels der Gruben, in denen sie stecken, mitnehmen, so genügt dies doch nicht, um die Wiederkäuer zu den *Mammalia deciduata* zu stellen, denn abgeschupptes Epithel ist kein mütterliches Gewebe, keine mütterliche Haut.

Mag die Verbindung so oder so sein, so ist doch das Verhalten der Blutgefässe bei allen genauer untersuchten Thieren wesentlich dasselbe, indem die mütterlichen Theile überall Capillarnetze enthalten, und hat man bis jetzt

nirgends die eigenthümlichen Verhältnisse wiedergefunden, die die Placenta des Menschen zeigt.

Innerhalb dieser Uebereinstimmung zeigt sich dann aber doch der Unterschied, dass, während das Kaninchen, die Wiederkäuer, das Schwein u. s. w. im Uterintheile der Placenta nur gewöhnliche Capillaren führen, dieselben bei den Carnivoren und Faulthieren (Turner) eine grosse, zum Theil colossale Weite haben, was allerdings einen Uebergang zu den Verhältnissen des Menschen begründet. —

Ich gebe hier noch die wichtigste Literatur über die Eihüllen und die Placenta der Thiere, die nicht in dem früheren Literaturverzeichnisse aufgeführt ist, und verweise für weitere Details besonders auf Owen's Compar. Anatomy Vol. III pg. 715, dann auf die sorgfältigen Literaturangaben in der Physiologie comparée von H. Milne Edwards T. IX, und in den Arbeiten von Turner.

Eschricht — de organis, quae respir. et nutrit. foetus mammalium inserviunt, Hafniae 1837.

F. v. Babo — Ueber die äussere Eihaut des javanischen Moschusthieres, Heidelb. 1847.

R. Owen — On the Generation of the marsupial animals in Phil. Trans. 1834 p. 336. — Derselbe — Descr. of the foetal membranes of an Elephant in Philos. Trans. for 1857 pg. 347.

Rolleston — On the placental structures of the Tenrec in Trans. of the Zool. Soc. Vol. V. 1866 pg. 285.

Bischoff — Ueb. d. Vork. e. eigenth., Blut und Hämatoidin enthaltend. Beutels an der Placenta der Fischotter in Sitzungsber. d. K. Bayr. Akad. 1865. S. 213. — Derselbe — Ueber die Ei- und Placentabildung der Mustelen. Ibid. S. 339. — Derselbe — Neue Beobachtungen über die Entwickl. des Meerschweinchens, in Denkschr. d. Münchn. Akad. 1866, S. 115.

Ercolani — In Memorie dell' Acad. delle Science di Bologna 1870 und 1873. — Derselbe — Analyse de deux mémoires par Mr. Ercolani par le Dr. R. Andreini, Alger 1870.

A. Milne Edwards — Observ. sur l'Embryologie des Lemuriens in Ann. d. Sc. nat. T. XV. Oct. 1871 pg. 1.

Turner — On the placentation of the Sloths in Trans. R. Soc. Edinb. Vol. 27 P. I p. 71. — Derselbe — On the Structure of the placenta in Journal of Anat. and phys. Vol. X pg. 126 and 433. — Derselbe — On the placentation of the Seals (Halichaerus gryphus) in Trans. R. Soc. Edinb. 1875. — Derselbe — Note on the placentation of Hyrax in Proc. of the Royal Society No. 165, 1875. — Derselbe — the Placenta of ruminants — a deciduate placenta in Proc. of the Roy. Soc. of Edinb. Session 1874/75, pg. 537.

Romiti — Sulla struttura e sviluppo della placenta (Kaninchenplacenta) in Rivista clinica di Bologna, 2 Ser. III 1 pg. 5, 1873. (Mir unbekannt.)

§ 28.

Entwicklung der menschlichen Eihüllen.

Entwicklung der menschlichen Eihüllen.

Nachdem die Eihäute des Menschen aus der Mitte der Schwangerschaft und aus späterer Zeit geschildert und auch die Haupttypen der Säugethiere in ihren wesentlichen Verhältnissen beschrieben sind, will ich die Frage zu beantworten versuchen, auf welche Art und Weise die Bildung der menschlichen Eihäute vor sich geht. Fassen wir zunächst die fötalen Eihüllen ins Auge, so bleibt nur noch das Chorion zur Besprechung übrig.

Entwicklung des Chorion.

Das Chorion ist bei allen Säugethieren aus zwei Bestandtheilen zusammengesetzt, und zwar 1) aus einer Epithelialschicht nach aussen, welche auch die Zotten überzieht, und 2) aus einer Bindegewebsschicht mit Gefässen nach innen. Die Epithelialschicht ist, wie alle bisher angestellten Beobachtungen unzweifelhaft darthun, nichts Anderes als die seröse Hülle, deren Entwicklung mit der Bildung des Amnion in nahem Zusammenhange steht (Fig. 240). Die Bindegewebsschicht des Chorion, diese innere Schicht, welche Blutgefässe führt, stammt bei den meisten Thieren von der Allantois, es kann jedoch, wie wir bei den Nagern gesehen haben, auch der Dottersack Gefässe an die äussere Eihülle abgeben und sich so an der Bildung des Chorion betheiligen. Es ist nun die Frage, wie die Verhältnisse in dieser Beziehung beim Menschen sich gestalten, ob wir berechtigt sind, die bei Thieren geltenden Gesetze auch auf denselben überzutragen, oder ob wir für ihn besondere specifische Verhältnisse anzunehmen haben. Vor Allem ist zu betonen, dass unsere Kenntnisse über die ersten Zustände menschlicher befruchteter Eier äusserst mangelhaft sind und dass sich daher über das erste Auftreten des Chorion nichts ganz Bestimmtes sagen lässt. Während man bis vor Kurzem annehmen durfte, dass Zotten auf dem menschlichen Eie erst auftreten, nachdem das Amnion gebildet ist, und auch die zwei Fälle von Thomson (Figg. 225, 226) einer solchen Deutung nicht gerade entgegen waren, sind wir in dieser Beziehung durch den oben beschriebenen Fall von Reichert (Figg. 223, 224) wieder in Zweifel gerathen, die für einmal sich nicht lösen lassen. Doch lässt sich immerhin so viel sagen, dass, wenn das Ei von Reichert ein normales gewesen sein sollte, dannzumal eine Bildung der Zotten auf dem Ectoderma der Keimblase anzunehmen wäre, noch bevor dasselbe in Amnion und seröse Hülle sich gesondert hat und bevor der Embryo angelegt ist.

Was die *Zona pellucida* anlangt, so ist sicher, dass dieselbe beim Menschen bald schwindet, und kann ich wenigstens dafür einstehen,

dass dieselbe an dem 15—18 Tage alten Eie von Coste, das ich selbst untersuchte (s. Fig. 228), und bei zwei anderen Eiern aus der 3. Woche nicht mehr vorhanden war.

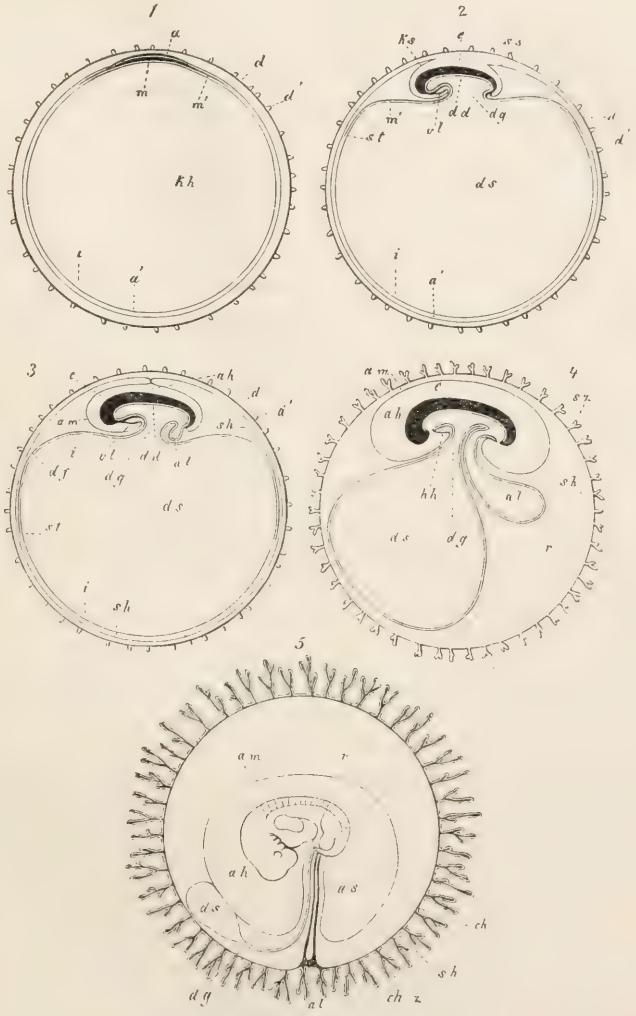


Fig. 240.

Fig. 240. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen, in denen allen, mit Ausnahme der letzten, der Embryo im Längsschnitte dargestellt ist. 1. Ei mit *Zona pellucida*, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage. 2. Ei mit in Bildung begriffenem Dottersacke und Amnion. 3. Ei mit sich schliessendem Amnion, hervorsprossender Allantois. 4. Ei mit zottentragender serö-

Ist dem Gesagten zufolge wenigstens so viel mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die Epithelschicht des Chorion von dem Ectoderma der Keimblase abstammt, so lässt sich auf der andern Seite mit Sicherheit festsetzen, dass die innere gefässhaltige Lage des Chorion einer Umbildung der Allantois ihren Ursprung verdankt. Dagegen ist noch keineswegs mit Bestimmtheit ermittelt, wie die Allantois im Einzelnen sich verhält und namentlich nicht dargethan, ob sie als Blase an der Innenseite der serösen Hülle herumwuchert, oder derselben nur ihre Bindegewebsschicht abgibt. Dass die Allantois, wenigstens mit ihrer äusseren gefässhaltigen Hülle, an der ganzen innern Oberfläche der serösen Hülle herumwuchert und nicht etwa, wie man auch geglaubt hat, nur an der späteren Placentarstelle sich ansetzt, lässt sich bestimmt zeigen. Es hat nämlich vor Allem Coste bewiesen, dass das Chorion in frühester Zeit in seinem ganzen Umkreise gefässhaltig ist und von den Nabelgefässen versorgt wird. Bei dem kleinen Embryo aus der dritten Woche, der nach Coste früher geschildert wurde (Fig. 228), fand sich ein ringsum mit Zotten besetztes Chorion. Die Zotten waren, wie die seröse Hülle, aus Zellen gebildet und nichts als hohle Auswüchse derselben, in welche die bindegewebige Schicht des Chorion nicht einging. Diese breitete sich an der ganzen Innenfläche der zottentragenden äusseren Eihülle (der serösen Hülle) aus und besass überall Blutgefässe, welche von den Nabelgefässen abstammten. In der dritten und vierten Woche habe auch ich in zwei

ser Hülle, grösserer Allantois, Embryo mit Mund- und Anusöffnung. 5. Ei, bei dem die Gefässschicht der Allantois sich rings an die seröse Hülle angelegt hat und in die Zotten derselben hineingewachsen ist, wodurch das ächte Chorion entsteht. Dottersack verkümmert, Amnionhöhle im Zunehmen begriffen.

d Dotterhaut, *d'* Zöttchen der Dotterhaut; *sh* seröse Hülle; *sz* Zotten der serösen Hülle; *ch* Chorion (Gefässschicht der Allantois); *chz* ächte Chorionzotten (aus den Fortsätzen des Chorion und dem Ueberzuge der serösen Hülle bestehend); *am* Amnion; *ks* Kopfscheide des Amnion; *ss* Schwanzscheide des Amnion; *ah* Amnionhöhle; *as* Scheide des Amnion für den Nabelstrang; *a* der Embryonalanlage angehörende Verdickung im äussern Blatte der Keimblase *a'*; *m* der Embryonlanlage angehörende Verdickung im mittleren Blatte der Keimblase *m'*, die anfänglich nur so weit reicht, als der Fruchthof, und später die Gefässschicht des Dottersacks *df* darstellt, die mit der Darmfaserplatte zusammenhängt; *st Sinus terminalis; dd* Darmdrüsenblatt, entstanden aus einem Theile von *i*, dem innern Blatte der Keimblase (späterem Epithel des Dottersacks); *kh* Höhle der Keimblase, die später zu *ds*, der Höhle des Dottersacks wird; *dg* Dottergang; *al* Allantois; *e* Embryo; *r* ursprünglicher Raum zwischen Amnion und Chorion, mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllt; *vl* vordere Leibeswand in der Herzgegend; *hh* Herzhöhle ohne Herz dargestellt. — In Fig. 2 und 3 ist der Deutlichkeit wegen das Amnion zu weit abstehend gezeichnet. Ebenso ist die Herzhöhle überall zu klein gezeichnet und auch sonst manches, wie bes. der Leib des Embryo mit Ausnahme der Fig. 5 nur schematisch dargestellt.

Fällen das Chorion ringsherum gefässhaltig gefunden, nur enthielten in diesen Eiern auch die Zotten alle schon eine bindegewebige Axe mit Ausläufern der Nabelgefässe, während zugleich die seröse Hülle oder die Epithelialschicht des Chorion äusserst deutlich war. Bei noch älteren Eiern aus dem zweiten Monate findet man eine gewisse Zeit lang das Chorion im ganzen Umkreise gefässhaltig (siehe die Tafeln von Coste), dann aber verschwinden nach und nach die Gefässe in einem Theile desselben, während zugleich auch die Zotten in dieser Gegend nicht weiter sich entwickeln und so stellt sich nach und nach der Unterschied zwischen einem gefässhaltigen und gefässlosen, einem zottenreichen und zottenarmen Theile des Chorion heraus, wie er aus den späteren Zeiten bekannt ist.

In welcher Weise betheiligt sich nun die Allantois an der Bildung der erwähnten gefässhaltigen Schicht des Chorion? Wie wir schon sahen, sind verschiedene Möglichkeiten denkbar, ich glaube jedoch, dass folgende Auffassung, welche sich schon bei v. Baer angedeutet findet und die in unseren Tagen besonders Coste und ich vertreten haben, der Wahrheit am nächsten kommen dürfte. Die Allantois wächst als Blase nur soweit aus dem Embryo hervor, bis sie die seröse Hülle erreicht hat. Ist dies geschehen, so wuchert dann ihre Bindegewebsschicht mit den Blutgefässen für sich allein rasch an der ganzen inneren Oberfläche der serösen Hülle weiter und bildet eine Blase, welche der inneren Oberfläche der serösen Hülle anliegt, jedoch mit der ursprünglichen Allantois nichts mehr zu thun hat und nur einer Wucherung der Gefässschicht derselben ihren Ursprung verdankt. Der Rest der eigentlichen Allantois oder die Epithelialschicht derselben verschwindet dann später, ohne eine weitere Bedeutung zu erlangen und ist alles, was von der ursprünglichen Blase übrig bleibt, die Harnblase mit dem bis zum Nabel sich erhaltenden Urachus, von denen später die Rede sein wird. Dieser Auffassung zufolge würde somit beim Menschen die Allantois als Blase an der Bildung des Chorion keinen Antheil nehmen, und als solche nur eine vorübergehende Existenz haben, dagegen ihre bindegewebige äussere Haut mit den Nabelgefässen mächtig sich entwickeln, an der Innenfläche der serösen Hülle herum wuchern und so das eigentliche bindegewebige Chorion darstellen, von welchem aus dann in zweiter Linie, wie sich von selbst versteht, später Wucherungen in die hohlen Zotten sich hineinbilden, durch welche das Chorion erst ganz zur Vollendung kommt. Wird die Frage aufgeworfen, worauf sich die eben auseinandergesetzte Auffassung stütze, so lässt sich vor Allem die, wie mir scheint, sehr gewichtige Thatsache mittheilen, dass man bei ganz jungen menschlichen Eiern im gefässhaltigen Theile des Chorion und überhaupt

zwischen Chorion und Amnion keine Spur der Epitheliallage der Allantois findet, wie es doch der Fall sein müsste, wenn die ganze Allantois an der Bildung des Chorion sich betheiligte. Zweitens erwähne ich, dass bei sehr jungen menschlichen Embryonen von mehrfachen Seiten, theils im Nabelstrange, theils dicht neben demselben blasige Gebilde beobachtet worden sind, die mit ziemlicher Sicherheit als Reste der Epithelialblase der Allantois gedeutet werden können, wie von v. Baer (Entw. II, S. 278), R. Wagner (*Icon. phys.* Tab. VIII), Coste (l. c.), älterer zweifelhafter Erfahrungen von Seiler und Pockels nicht zu gedenken. Diese älteren Erfahrungen kann ich durch neue bestimmte Thatsachen stützen. Ich finde nämlich im Nabelstrange von Embryonen aus dem 2. Monate in gewissen Fällen die deutlichsten Reste der Allantois in Gestalt eines gegen die Insertion des Nabelstranges sich verschmälernden epithelialen Rohres, welches durch seine Lage zwischen den Nabelgefässen und seine Verbindung mit dem Urachus bestimmt als Harnsack sich kennzeichnet. In einem Falle, den ich genau bestimmte, maass das Epithelrohr der Allantois an einem Fötus von 20 mm Länge in der Nähe des Nabels 68—76 μ, verbreiterte sich dann zu 0,22—0,52 mm, nahm in der Mitte des Stranges wieder bis zu 57 μ ab, um gegen die Placenta bis zu 1,14 mm sich zu erweitern und dann mit einem Ende von 0,28 mm auszugehen. Diesem zufolge liegen wohl hinreichende Gründe vor, der vorgetragenen Ansicht insofern beizupflichten, als dieselbe die Gefässschicht der Allantois an der ganzen innern Oberfläche der serösen Hülle herumwuchern und das Epithelialblatt derselben keine erhebliche Entwicklung nehmen lässt. Zweifelhaft bleibt, wie mir scheint, nur Ein Punct und das ist der, ob das Gefässblatt der Allantois als Blase herumwuchert, oder gewissermaassen nur mit seinen Blutgefässen in einfacher Schicht an die seröse Hülle sich anlegt. Für beide Möglichkeiten finden sich, wie schon vor langer Zeit v. Baer gezeigt hat, bei Thieren Beispiele und wird es sich daher vor allem darum handeln, ob beim Menschen irgendwelche Thatsachen bekannt sind, die nach der einen oder der anderen Seite den Ausschlag geben. Und solche liegen in der That vor. Das Chorion ist nämlich auch bei ganz jungen Eiern aus der dritten und vierten Woche in seiner von der Allantois abstammenden Schicht nur einblätterig und zwischen ihm und dem Amnion keine zweite Membran vorhanden, und glaube ich somit nicht zu irren, wenn ich der ersten Auffassung den Vorzug gebe. Aus dem Gesagten ist nun auch zu entnehmen, dass eine andere schon angedeutete Hypothese, nach welcher die Allantois nur an der spätern Placentarstelle sich anlegen soll, auf jeden Fall zu verwerfen ist. Es scheitert dieselbe an der Thatsache, die, wie erwähnt, besonders Coste zu Tage gefördert hat, dass zu einer

gewissen Zeit bei ganz jungen Eiern das Chorion ringsum von den Umbilicalgefässen versorgt wird, aber auch abgesehen hiervon, geht ja schon aus dem Umstande, dass das Chorion überall zweiblätterig ist, überall eine Bindegewebsschicht besitzt, hervor, dass die Allantois nicht blos an der Placentarstelle, sondern ringsum mit der serösen Hülle sich vereint, denn eine Möglichkeit, die Bindegewebsschicht des glatten Theiles des Chorion von irgendwo andersher abzuleiten, liegt nicht vor.

Hier ist nun noch eine Frage aufzuwerfen. Was wird aus der Hautplatte des äussern Theiles der Amnionfalte? Die seröse Hülle des Hühnchens hat von Hause aus in der Nähe der Amnionnaht 2 Lagen (Figg. 108, 109), und ebenso auch die der Säuger. Diese von der Hautplatte und somit vom Mesoderma abstammende Lage reicht Allem zufolge nur so weit, als die Lücke des mittleren Keimblattes, die bei der Bildung des Amnion auftritt (Figg. 109, 114) und scheint jenseits dieser Lücke das Mesoderma sich nicht mehr zu spalten und die seröse Hülle einblätterig zu sein. Hiermit steht im Einklange, dass der oben erwähnte Embryo von Coste an vielen Stellen an seiner serösen Hülle keine Spur einer Bindegewebslamelle zeigte. Ob auch an der Stelle der früheren Amnionnaht und der Naht der serösen Hülle, wäre erst zu untersuchen. Dem Gesagten zufolge könnte die Bindegewebslage des Chorion doch von 2 Stellen herkommen und zwar a) von der Hautplatte gegenüber dem Rücken des Embryo und b) von der Allantois. In diesem Falle müssten die Umbilicalgefässe auch durch a sich hindurchbilden, da das Chorion ursprünglich überall Gefässe hat.

Die späteren Schicksale des Chorion sind grösstentheils bekannt und habe ich nur Weniges noch beizufügen. Haben sich einmal in der vierten Woche die Umbilicalgefässe sammt dem sie tragenden Bindegewebe im ganzen Chorion in die hohlen Zotten der serösen Hülle hineingebildet, so wächst das Chorion eine Zeitlang in allen seinen Theilen gleichmässig fort bis gegen das Ende des zweiten Monates. Dann erst und im dritten Monate beginnt die fötale Placenta sich zu bilden, indem an der Stelle, mit welcher das Ei der Uteruswand anliegt, die Zotten immer weiter wuchern, während dieselben an den übrigen Stellen im Wachsthume zurückbleiben und ihre Gefässe atrophisch werden. So bildet sich nach und nach der Unterschied zwischen einem zottenreichen und zottenarmen, zwischen dem gefässhaltigen und gefässlosen Theile des Chorion aus. Die Art und Weise, in der das Wachsthum der Zotten vor sich geht, ist mit Hülfe des Mikroskops leicht zu verfolgen und namentlich dadurch charakteristisch, dass die Epithelialschicht der Zotten in der grossen Mehrzahl der Fälle der Bindegewebsschicht im Wachs-

thume voraneilt. Man findet nämlich zu allen Zeiten, aber besonders schön in früheren Perioden, an allen Zotten eine grosse Anzahl seitlicher und endständiger kleiner Auswüchse und Nebenanhänge von den verschiedenartigsten Formen, vom Fadenförmigen bis zur Gestalt kurzer gedrungener Keulen oder länglichrunder ungestielter Blätter und Kegel, Fortsätze, die einzig und allein vom Epithel ausgehen und aus einer feingranulirten Masse mit vielen Kernen bestehen, ohne eine Zusammensetzung aus Zellen zu zeigen. In diese Epithelialfortsätze wächst dann erst in zweiter Linie das Bindegewebe mit den Gefässen herein und ist somit, wie bei der ersten Bildung der Zotten so auch später, die seröse Hülle der Bindegewebsschicht immer voran.

Von dem Nabelstrange habe ich noch zu bemerken, dass seine Bindegewebsschicht oder die Wharton'sche Sulze offenbar zum grössten Theile von der Allantois abstammt; einem geringen Theile nach mag dieselbe auch von dem Bindegewebe herrühren, das dem Dottergange und den Dottersackgefässen angehört. Der von der Allantois herstammende Theil und der Stiel des Dottersackes sind in sehr frühen Zeiten als besondere Gebilde deutlich zu unterscheiden und liegt letzterer Theil wie in einer Furche des ersteren, später aber umwächst der zur Allantois gehörige Theil vollständig den Dottergang und seine Annexa und bildet sich so unter Mitbetheiligung der immer enger werdenden Nabelstrangscheide des Amnion ein einfacher cylindrischer Strang, an dem man keine Spur der ursprünglichen Verhältnisse mehr erkennt.

Entwicklung der mütterlichen Eihüllen.

Ich wende mich nun zur Entwicklungsgeschichte der mütterlichen Eihüllen und will zunächst einige Thatsachen mittheilen, die geeignet sind, einen richtigen Einblick in die Zusammensetzung und Bedeutung der *Decidua vera*, *Decidua reflexa* und *Placenta uterina* zu gewähren. Die *Decidua reflexa* wurde aus dem vierten und fünften Monate als gefässlos beschrieben, nun ist aber die wichtige Thatsache hervorzuheben (Fig. 241), dass diese Membran in früheren Monaten Gefässe enthält und zwar um so mehr, je jünger dieselbe ist, wie besonders die schönen Abbildungen von Coste (l. c. Pl. II—V) lehren. Nur an einer einzigen Stelle ist die Reflexa gefässarm, ja, in einem kleinen Bezirke wenigstens, selbst gefässlos, an einer Stelle, die ziemlich genau der Mitte entspricht, und an dieser Stelle bemerkt man auch wie eine Art Narbe, oder eine kleine Einsenkung, wie wenn hier eine Schliessung einer ursprünglich offenen Blase stattgefunden hätte. Ausser diesen Gefässen, die man im zweiten Monate deutlich erkennt, zeigt die Reflexa in frühen Stadien fast überall Drüsenmündungen oder jene Löcher, die ich schon früher von der Vera beschrieben habe; nur jene Stelle in der Mitte, wo jene narbenähnliche Bildung sich be-

findet, bleibt auch von diesen Mündungen frei. Was die Vera anlangt, so haben die Untersuchungen von E. H. Weber (Müller's Phys. 1840. Bd. II. pag. 710 und Zusätze zur Lehre vom Baue und von den Verricht. der Geschlechtsorgane (in Abh. d. K. sächs. Akademie 1846. S. 406 fg.) und von Sharpey (in der engl. Uebersetz. v. d. Müll. Physiol.) schon vor Jahren ergeben, dass diese Haut nichts anderes ist, als die umgewandelte Schleimhaut des Uterus, eine Ansicht, die allerdings schon viel früher von Oken, Seiler und Sabatier ausgesprochen worden war, aber früher jeder thatsächlichen, auf genaue anatomische Untersuchungen gestützten Begründung entbehrt hatte und daher nicht im Stande gewesen war, die allgemein verbreitete Hypothese, dass die hinfälligen Häute Exsudate des Uterus seien, in den Hintergrund zu drängen.

Decidua vera.

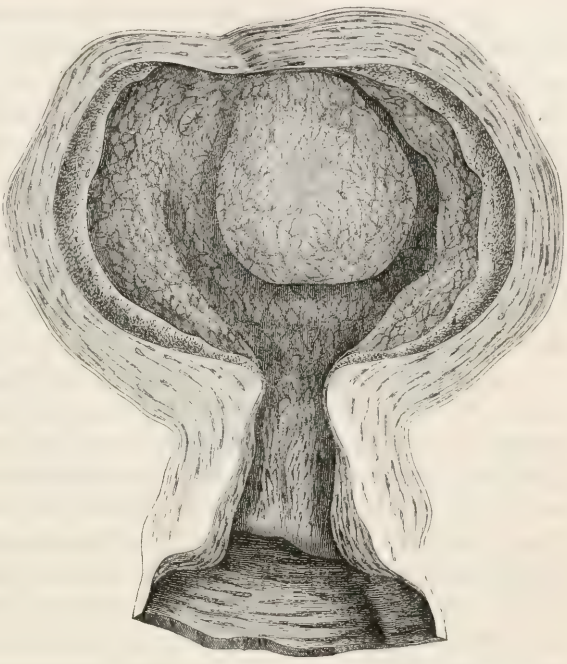


Fig. 241.

Durch die Untersuchungen von E. H. Weber und Sharpey (welcher Letztere zuerst in einem wirklich schwangeren Uterus die Uterindrüsen auffand, während in Weber's Fall ein Ei nicht gesehen wurde und der Uterus möglicherweise nur ein menstruirender war), sowie durch die späteren von Coste und mir (erste Aufl. S. 139) hat sich ergeben, dass die Decidua ganz und gar den Bau der Uterinschleimhaut besitzt und namentlich auch dieselben Drüsen zeigt, welche auch im nicht schwan-

Fig. 241. Schwangerer Uterus von etwa 40 Tagen, um die Hälfte verkleinert. Nach Coste. Der Uterus ist von vorn geöffnet und sieht man an seiner hintern Wand und am Grunde die das Ei umschliessende Reflexa und an der Seite derselben Eine Tubamündung. Die Reflexa ist mit Gefässen versehen, die mit denen der Vera zusammenhängen, mit Ausnahme Einer Stelle, an der wie eine Narbe sich findet.

geren Uterus sich finden und vor Allem zur Zeit der Menstruation so entwickelt sind. In Sharpey's Fall, dem jüngsten, der bis vor Kurzem zur Untersuchung kam — indem, wie gesagt, Weber's Beobachtung, sowie ähnliche von Bischoff, Virchow und Andern, in welchen kein Ei gefunden wurde, nicht mit Bestimmtheit hierher gezählt werden können — enthielt der Uterus ein Ei von höchstens fünfzehn Tagen. Die Vera war etwas gerunzelt und hatte das gewöhnliche siebförmige Aussehen. Die engeren unter den Grübchen hatten den Character der schlauchförmigen Drüsen und von diesen sah man einen deutlichen Uebergang zu den weiteren Kanälen. Ganz dasselbe scheint auch Coste gesehen zu haben und ich habe mich noch in der vierten Woche von dem Vorkommen wenig veränderter Drüsen neben andern, die in weitere Kanäle umgewandelt waren, überzeugt. In unseren Tagen sind nun diese Beobachtungen auch durch die von Friedländer, Kundrat und Engelmann und Reichert bestätigt und weiter ausgeführt worden, unter denen die von Reichert als auf den jüngsten *Uterus gravidus* sich beziehend, an der Spitze stehen, und können wir es jetzt als ganz ausgemacht betrachten, dass die *Decidua vera* nichts anderes ist, als die hypertrophische und an Gefässen reicher gewordene Schleimhaut des Uterus. Hinzufügen will ich noch, dass die Veränderungen, die die Uterinschleimhaut zur Zeit der Menstruation erleidet, wobei sie sehr blutreich wird, zu 6—13 mm sich verdickt, sich faltet und prachtvolle geschlängelte Drüsen zeigt, höchst wahrscheinlich auch in der ersten Woche der Schwangerschaft eintreten, auch ist es leicht möglich, dass in der That einer der von Weber, Bischoff, Sharpey, Virchow und Andern beschriebenen Fälle von hypertrophischer Uterinschleimhaut bei Anwesenheit eines frischen *Corpus luteum*, in denen kein Ei sich vorfand, sich doch auf eine stattgehabte Conception bezog.

Decidua reflexa. Wir wenden uns nun zur *Decidua reflexa*, über deren Entstehung man früher ganz unrichtige Vorstellungen hatte, weil man von der falschen Ansicht ausging, dass die Oeffnungen der Tuben durch die als Exsudat aufgefasste *Decidua vera* verschlossen seien. Von dieser Voraussetzung ausgehend behauptete man, das Ei schiebe, wenn es aus dem Eileiter in den Uterus gelange, diese Membran vor sich her, stülpe sie ein und dehne sie dann durch sein eigenes Wachsthum zu einer besonderen Umhüllung aus, die ihrer Bildungsweise halber den Namen *Decidua reflexa* erhielt. Mit der Erkenntniss, dass die *Decidua vera* nichts als die umgewandelte Schleimhaut des Uterus sei, trat auch in der Geschichte der Reflexa ein Wendepunct ein. E. H. Weber und Sharpey fanden dann in der Reflexa dieselben Drüsenmündungen, welche auch die Vera besitzt und gelangten so zum Ausspruche, dass auch die

Reflexa der Uterinschleimhaut beizuzählen sei, ein Satz, den alle Spätern angenommen haben und den auch die umfassenden Untersuchungen von Coste nach allen Seiten stützten. Als man einmal so weit gelangt war, ergab sich natürlich auch die Nöthigung, eine andere Erklärung für die Bildung der Reflexa aufzustellen, denn an eine Verschliessung der Tuben durch die Schleimhaut des Uterus und an eine Einstülpung der Schleimhaut durch das Ei war nicht zu denken, um so weniger, als die von älteren Beobachtern schon öfters gemachte Wahrnehmung, dass das *Orificium uterinum* der Tuba auch an schwangeren Gebärmüttern nicht geschlossen ist, immer bestimmter als ausnahmslose Regel hervortrat, in welcher Beziehung besonders Coste sich Verdienste erworben hat. Unter den mehrfachen Möglichkeiten, an die man gedacht hat, scheint mir die von Sharpey zuerst vorgetragene bei Weitem die beste und einzig brauchbare zu sein. Sharpey nimmt an, dass das Ei, nachdem es in die Höhle des Uterus eingetreten, sich in eine Falte der gewulsteten Schleimhaut oder der *Decidua vera* einbette, worauf dann diese über das Ei herüberwuchere und es vollständig einschliesse. Die Möglichkeit einer solchen Einbettung des Eies leuchtet ein, wenn man bedenkt, dass das Ei, wenn es in den Uterus gelangt, höchstens 0,24 mm gross ist, also sehr leicht in irgend einer Falte liegen bleiben und von der wuchernden Schleimhaut umschlossen werden kann. An eine andere Möglichkeit hat E. H. Weber gedacht, nämlich an die, dass das Ei, im Uterus angelangt, in die Schleimhaut selbst, d. h. mitten in deren Gewebe zu liegen komme, gewissermaassen in dieselbe einsinke und einen Theil der Schleimhaut als Reflexa vor sich hertreibe, während der andere liegenbleibende zur Bildung der *Placenta uterina* verwendet werde; es ist jedoch zu bedenken, dass für eine solche Annahme keinerlei Thatsachen sprechen, und dass dieselbe angesichts dessen, was im Uterus von Thieren vor sich geht, in denen das Ei immer frei liegt, auch nicht einmal wahrscheinlich ist. Eine dritte Hypothese, die seiner Zeit Funke geäussert hat, stützte sich auf Bischoff's Wahrnehmungen beim Meerschweinchen, denen zufolge bei diesem Thiere das Ei in eine Uterindrüse hineingelangt und hier sich festsetzt; da jedoch Bischoff die betreffenden Angaben über das Meerschweinchen zurückgenommen hat, wird wohl auch Funke seine Vermuthung nicht mehr aufrecht erhalten wollen.

Verglichen mit diesen beiden Hypothesen ist Sharpey's Theorie sicherlich viel zusagender, doch wollen wir nicht verbergen, dass auch sie immer noch nicht durch wirkliche, unumstössliche Thatsachen gestützt ist, indem es noch Niemand gelungen ist, ein Ei im Momente der Bildung der Reflexa zu sehen, mit andern Worten eine

noch nicht vollkommen geschlossene Reflexa zu beobachten. Und wenn auch jene früher schon erwähnte narbenähnliche Stelle auf der Mitte der Reflexa in hohem Maasse für die Theorie von Sharpey spricht, so ist doch auch diese Thatsache nicht vollkommen schlagend. Dagegen können wir nicht zugeben, dass die Annahme, dass eine Schleimhaut oder ein Homologon einer solchen ein auf ihr liegendes Gebilde durch Wucherung einschliesse, etwas Unmögliches oder Unwahrscheinliches an sich trage. Schon E. H. Weber hat an die Säcke erinnert, die aus der Rückenhaut der *Pipa americana* um die Eier sich bilden, allein wir brauchen nicht so weit zu gehen, um Aehnliches zu finden. Denken wir an die Bildung des Amnion, das, ursprünglich als kleine Falte von der Haut des Embryo ausgehend, nach und nach um diesen herumwuchert, in der Mitte verwächst und einen vollkommenen Sack um den Embryo bildet; erinnern wir uns ferner an die Umschliessung des Medullarrohres durch das Hornblatt bei der Schliessung der Rückenfurche und an die Schliessung der Bauchwände um den Darm, und wir haben Analogien, die z. Th. nicht brauchbarer zu denken sind. Unserer Anschauung über die Bildung der Reflexa zufolge ist demnach die *Placenta uterina* nicht eine *Decidua serotina*, d. h. eine nachträglich sich bildende Lage, wie die ältere Einstülpungstheorie annehmen musste, sondern einfach der Theil der Uterinschleimhaut, auf dem das Ei aufliegt und der dann später durch besondere Umwandlungen einen so abweichenden Bau annimmt, dass er allerdings einen besonderen Namen verdient.

Placenta uterina.

Hat sich die Uterusschleimhaut als Reflexa um das Ei zu einem Sacke geschlossen, so findet man anfangs das rings mit Zotten besetzte Ei noch ganz frei und kann man dasselbe noch in der vierten Woche leicht aus seinem Behälter herausnehmen, ja selbst im zweiten Monate ist die Trennung meist ganz leicht; am Ende des zweiten Monates aber bilden sich die Zotten auf der Placentarseite mehr aus, und im dritten Monate wird die Verbindung des Eies mit dem Uterus immer ausgesprochener. Die innige Vereinigung des Eies und der Uterinschleimhaut kommt dadurch zu Stande, dass zuerst die ganze dem Ei zugekehrte Fläche der letzteren, mithin auch die Innenfläche der Reflexa und nicht blos die Stelle der spätern *Placenta uterina*, grubig wird, und ein maschiges, bienenwabenähnliches Ansehen annimmt. Diese Gruben verschwinden später an der Reflexa, an dem Theile dagegen, der zum Mutterkuchen sich gestaltet, werden dieselben immer grösser, indem die Schleimhaut den Chorionzotten entgegenwuchert und dieselben immer inniger umschliesst. Meiner Ueberzeugung nach darf man es als sicher betrachten, dass die Chorionzotten beim Menschen nicht in Uterindrüsen

hineinwuchern. Meinen Erfahrungen zufolge verschwinden nämlich die Drüsenmündungen in der *Placenta uterina* in der kürzesten Zeit und sind am Ende des ersten Monates zu einer Zeit, wo das Ei noch gar keine Verbindung mit dem Uterus eingegangen ist, nicht mehr nachzuweisen, obschon in der Tiefe dieser Lage noch Drüsenreste sich finden (s. oben). Der Mensch schliesst sich somit an die Geschöpfe an, bei denen die Uterinschleimhaut mit ihrer gesammten Oberfläche den Chorionzotten entgegenwuchert und dieselben umfasst. Im dritten und vierten Monate ist die Vereinigung schon sehr innig geworden und geht um diese Zeit das Gewebe der *Placenta uterina*, reichlich wuchernd und weite dünnwandige Blutgefässe in grosser Zahl in sich entwickelnd, weit gegen das Chorion hin und kann selbst die Stämme der Zotten an ihrem Ausgangspuncte erreichen. Im weiteren Verlaufe hält jedoch das Uteringewebe der Placenta im Wachsthume mit den Chorionzotten nicht gleichen Schritt, und erhalten sich schliesslich nur die oben beschriebenen Reste in den Septa und an der *Membrana chorii*.

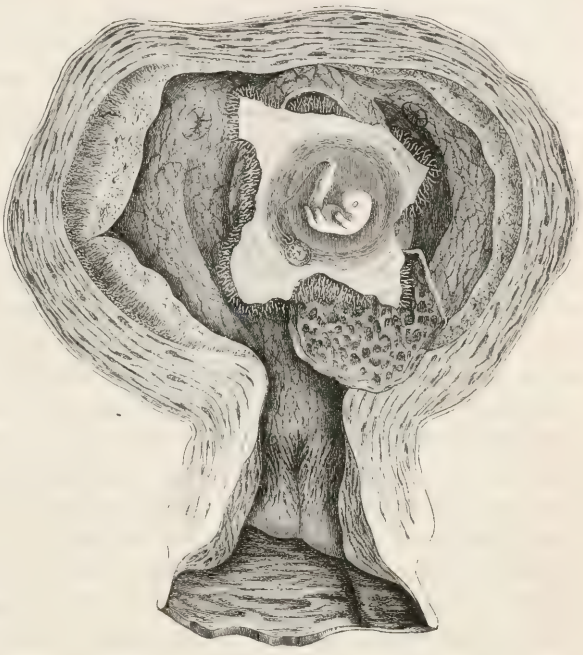


Fig. 242.

Am schwierigsten ist die Beantwortung der Frage, wie es dazu

Fig. 242. Der Uterus der Fig. 241 mit geöffnetem Sacke der Reflexa. Vergr. $^1/_2$mal. Nach Coste. Ein Lappen der Reflexa ist nach unten geschlagen und zeigt derselbe eine grubige innere Oberfläche, in welcher Chorionzotten stacken. Aehnliche und tiefere Gruben zeigte auch die Placentarstelle, nachdem das Ei herausgenommen war. Das Chorion ist durch einen Kreuzschnitt eröffnet, so dass der Embryo mit seinem Amnion, dem Nabelstrange und dem Dottersacke zwischen Amnion und Chorion sichtbar wird.

komme, dass das mütterliche Placentargewebe, das doch unzweifelhaft ursprünglich ein geschlossenes Gefässsystem mit Capillaren besitzt, später jene eigenthümliche Anordnung darbiete, die oben beschrieben wurde, wonach sowohl Arterien als Venen schliesslich in wandungslose Räume zwischen den Zotten auslaufen. Da directe Beobachtungen in dieser Beziehung bis jetzt keine Auskunft geben, so bleibt nichts anderes übrig, als die Lücke durch eine Hypothese zu ergänzen, und da scheint mir die Vorstellung am meisten für sich zu haben, dass die wuchernden Chorionzotten das mütterliche Placentargewebe von allen Seiten anfressen und theilweise zerstören, und so eine Eröffnung der Gefässe desselben herbeiführen, die naturgemäss zu einem allmäligen Eindringen des mütterlichen Blutes in die intervillösen Räume führen muss. Noch zusagender wäre freilich, wenigstens vom vergleichend anatomischen Gesichtspuncte aus, eine andere Hypothese, und zwar die, dass anfänglich alle Chorionzotten von Scheiden mütterlichen Gewebes mit Blutgefässen umhüllt sind, welche Scheiden sogar einfach als endotheliale Gefässröhrchen aufgefasst werden könnten, ähnlich den kleinen Venen der Milz. Nähme man dann ferner an, dass an diesen Scheiden später das Endothel verloren geht, so würden aus den zartwandigen mütterlichen Gefässen einfache Sinus entstehen und die so auffallenden Verhältnisse der Placenta gegeben sein. Da jedoch bis jetzt solche Umhüllungen der Chorionzotten durch mütterliches Gewebe zu keiner Zeit der Schwangerschaft zur Beobachtung kamen, so wird diese Hypothese auch keine Ansprüche auf Geltung zu erheben im Stande sein, während für die erste Auffassung vor Allem der Umstand spricht, dass, wie wir früher sahen, ein Hineinwachsen von Chorionzotten in mütterliche Gefässkanäle selbst an älteren Placenten noch zu beobachten ist.

Anmerkung. Hier folgt die wichtigste Literatur über die menschlichen Eihäute und die Placenta, soweit sie nicht in dem früheren Literaturverzeichnisse enthalten ist: Robin — Mém. s. la struct. int. de la vésicule ombilicale et de l'Allantoide in Journal de la physiologie IV 305, 1861. Simbert — Structure des vaisseaux du cordon ombilical in Compt. rend. de la Soc. de Biologie. Paris 1867. E. Bidder in Holst's Beiträgen zur Gynäkol. und Geb. Tüb. 1867. 2. Hft. Jassinsky — Zur Lehre von der Structur der Placenta in Virch. Arch. 1867. Dohrn — Ein Beitrag zur mikr. Anat. d. reif. menschl. Eihüllen in Monatsschr. f. Geburtskunde Nr. 26, S. 114. C. Friedländer — Phys.-anat. Untersuch. über den Uterus. Leipzig 1870. Hyrtl — Die Blutgefässe der menschlichen Nachgeburt. Wien 1870, fol. mit 20 Tafeln. Hennig — Studien über den Bau der Placenta. Leipzig 1872. Turner — Observ. on the structure of the human placenta in Journal of Anat. and Physiol. No. XI 1872, S. 120. Braxton-Hicks — The anatomy of the human placenta. London 1872. F. N. Winkler — Zur Kenntniss der menschlichen Placenta in

Arch. f. Gynäk. Bd. IV, 1872. S. 238. H. Kundrat und G. J. Engelmann — Untersuchungen über die Uterusschleimhaut in den Wiener Mediz. Jahrbüchern 1873, S. 135. G. J. Engelmann — in The american Journal of Obstetrics, Mai 1875. (fast wörtliche Uebersetzung der deutschen Abhandlung.) Th. Langhans — Die Lösung der mütterlichen Eihäute im Arch. f. Gynäk. Bd. VIII, Heft II. N. Strawiński — Ueber den Bau der Nabelgefässe und ihren Verschluss nach der Geburt in Sitzungsber. d. Wien. Akad. Bd. 70 III. Abth. Juli 1874. Lawson Tait — Note on the Anatomy of the umbilical cord in Proc. R. Soc., Vol. 23 No. 163, April 1875. Saviotti — in Scanzoni's Beitr. Bd. VI.

§ 29.

Allgemeine Betrachtungen.

Am Schlusse der Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge beim Hühnchen und bei den Säugethieren angelangt, erscheint es am Platze, einen Blick auf die denselben zu Grunde liegenden allgemeinen Erscheinungen zu werfen, um die Frage zu beantworten, ob das, was wir in der Einleitung als das Endziel unserer Wissenschaft bezeichneten, nämlich die Darlegung der Gesetze, nach denen die Gestaltung der organischen Wesen entstanden ist, wirklich erreicht oder erreichbar sei.

Die Antwort ist zum Theil leicht zu geben, denn ein jeder, der mit der Morphologie der Pflanzen und Thiere auch nur einigermaassen vertraut ist, weiss, dass wirkliche Bildungsgesetze im Sinne derjenigen der exacten Wissenschaften in diesem Gebiete noch nirgends gewonnen sind. Nicht nur kennen wir von keinem höheren pflanzlichen oder thierischen Organismus und von keinem zusammengesetzteren Organe beider Reiche das Gestaltungsgesetz, sondern es sind selbst bei den einfachsten selbständigen Wesen und bei den Elementarformen der Pflanzen und Thiere die Gesetze der Formbildung noch völlig unbekannt. Unter so bewandten Verhältnissen hat die exacte Naturforschung sich darauf zu beschränken, aus der Summe der richtig und getreu beobachteten Thatsachen das Allgemeine von dem Besonderen, das Wesentliche von dem Unwesentlichen zu sondern und den Versuch zu machen, eine gewisse Anzahl allgemeiner Sätze und Gesichtspuncte aufzustellen, welche jedoch kein mit den Grenzen unserer Erfahrungen und den Mängeln unserer Erkenntniss Bekannter die Kühnheit haben wird, als Entwicklungs- oder Formgesetze zu bezeichnen.

Die Entwicklung eines jeden höheren Organismus beginnt mit einer besonderen Leistung der befruchteten Eizelle, welche darauf beruht, dass dieselbe in dieser oder jener Weise eine grössere Anzahl von

gleichartigen Elementartheilen hervorbringt, die wir als Embryonalzellen oder Bildungszellen bezeichnen wollen. Ist eine gewisse Summe dieses allgemeinen Bildungsmateriales gegeben, so beginnen die ersten Organanlagen in Gestalt einfacher Primitivorgane, die wir Keimblätter heissen, welche Blätter theils von vorne herein in der Form einer Blase, der Keimblase, auftreten (Säugethiere), theils wenigstens später in die Gestalt einer solchen übergehen (Vögel). Von solchen Keimblättern entstehen erst nur zwei, von denen dann das äussere aus seinem axialen Theile noch ein drittes mittleres hervorbringt, so dass schliesslich drei Blätter, Ectoderma, Mesoderma und Entoderma vorhanden sind, welche schon sehr früh eine histiologische Differenzirung in der Art zeigen, dass die beiden oberflächlichen Blätter die Beschaffenheit von Oberhäuten annehmen, während die mittlere Lage anfangs noch die primitiven histiologisch indifferenten Bildungszellen zeigt. Schon während das mittlere dieser Blätter entsteht, tritt eine sehr bemerkenswerthe neue Erscheinung auf, nämlich eine Vermehrung der Elemente der Embryonalanlage an Zahl und eine Massenzunahme des gesammten in die Entwicklung eingehenden organisirten Materiales, welcher Vorgang theils auf Kosten einer Aufsaugung des im Ei enthaltenen Bildungsmateriales (des Nahrungsdotters) statt hat, theils von einer Verarbeitung des in den ersten Embryonalzellen enthaltenen Bildungsmateriales unter Mitwirkung von aussen eindringenden Sauerstoffes abhängt, theils endlich Folge einer Zufuhr von Säften des mütterlichen Organismus ist. Während so die Primitivorgane, die Keimblätter, immer mehr an Masse und an Zahl der Elemente gewinnen, gehen sie dann auch neue morphologische Gestaltungen ein und erzeugen eine Reihe besonderer einfacher Organe aus sich, wie das Medullarrohr, die Chorda, die Urwirbel, die Seitenplatten.

Bevor wir die Schicksale dieser einfachen Organe weiter verfolgen, ist es nöthig, die eben kurz skizzirten Primitivvorgänge einzeln noch näher ins Auge zu fassen, da von der richtigen Auffassung der allerersten Erscheinungen alles Weitere abhängt.

Ich beginne mit dem Satze, dass das Ei ein lebender Elementartheil, eine individuelle Formeinheit des mütterlichen Organismus ist und durch die Befruchtung einen Impuls erfährt, der specifisch umgestaltend auf seine Lebenserscheinungen einwirkt. Dass das Ei ein lebender Elementartheil des mütterlichen Organismus ist, wurde bis vor Kurzem von Niemand bezweifelt, und war es Götte vorbehalten, den paradoxen Satz aufzustellen, dass das Ei eine leblose unorganisirte Masse sei. Ich habe schon früher (§ 6) diese Behauptung zurückgewiesen und thue dies

wiederholt, da Götte auf seine Aufstellung grosses Gewicht legt und sie zur Basis seiner Gesammtauffassung der Entwicklungsvorgänge und des Lebens überhaupt gemacht hat. Ich betone daher nochmals 1) dass die Eier aller Geschöpfe, deren Entwicklung genau untersucht ist, als einfache Zellen sich ergeben haben, und dass Götte von dem Bombinatoreie durchaus nicht mit der nöthigen Bestimmtheit erwiesen hat, dass dasselbe durch die Verschmelzung mehrerer Zellen entsteht, und 2) dass aus dem Umstande, dass bei manchen Thieren ein Theil des Dotters gewissermaassen von dem Eifollikel in das Ei abgesondert wird, noch nicht folgt, dass dasselbe nicht organisirt sei. Allerdings ist, wie jeder weiss, nicht jede Drüsen- oder Zellenausscheidung als organisirte oder lebende Substanz zu betrachten, wenn aber diese Ausscheidung in eine schon existirende Zelle, wie in diesem Falle in die Eizelle, geschieht, so liegt die Sache doch ganz anders. Es erhalten ja überhaupt alle Zellen, die Stoffe in sich bilden oder wachsen, ihre Zufuhr von aussen meist unter directer Betheiligung von Blutgefässen, und verhält sich somit eine Nahrungdotter bildende Eizelle nicht wesentlich anders als andere Zellen. Ja wenn sich erweisen liesse, dass die Dottermassen, die unter Mitwirkung der Eifollikel entstehen, Schicht um Schicht auf die ursprüngliche Eizelle sich ablagern und nach ihrer Bildung keinerlei Veränderung eingehen, so wäre die Sache anders, allein es ist ja leicht zu zeigen, dass der Dotter des Batrachiereies und des Hühnereies z. B. während seiner Bildung wichtige Umänderungen erleidet, die nicht auf Kosten der Thätigkeit der Eizelle zu setzen kein vernünftiger Grund vorliegt. Somit bleibt Götte der einzige Halt, dass die fertige Eizelle scheinbar nicht ernährt wird, wie jedoch daraus hervorgehen soll, dass dieselbe nicht organisirt, nicht lebend sei, ist mir unerfindlich, und wird Götte mit seiner Behauptung, dass Ernährung nothwendig zum Begriffe von Leben und Organisation gehöre, wohl allein stehen. Im Uebrigen ist zu bemerken, dass die fertige Eizelle kaum als ein organisirter Elementartheil mit latentem Leben anzusehen ist, sondern dass in derselben wohl zu keiner Zeit die Zufuhr von aussen und der Stoffwechsel gänzlich ruht.

Wir gehen somit davon aus, dass das Ei ein lebender Elementartheil ist, dessen Molecüle, wie bei allen Zellen, gesetzmässig angeordnet sind und einen einheitlichen, mit bestimmter Form begabten Organismus bilden. Ein solcher Elementartheil wird unter gewöhnlichen Verhältnissen zu keinen anderen Leistungen sich erheben, als sie den anderen Elementen des Organismus zukommen, aussergewöhnlicher Weise kann ein solcher aber auch ohne Befruchtung aus noch nicht ermittelten Ursachen zu ganz besonderen Entwicklungen gelangen, wie dies bei den

Keimzellen der niederen Thiere und der Pflanzen der Fall ist, und ganz allgemein geschieht dies bei den Eiern durch die Befruchtung. Wie der Samen wirkt, ob ein oder wenige Samenfäden zur Befruchtung genügen, ob dieselben im Ei sich auflösen und materiell mit dem Eiinhalte verschmelzen oder nicht u. s. w., ist noch nicht festgestellt, so viel aber ist sicher, dass durch die Samenfäden der Eiinhalt einen Impuls oder eine Erregung (His) erfährt, der ihn zu ganz besonderen Leistungen geschickt macht.

Diese Leistungen äussern sich in erster Linie durch eine Reihe von Molecularvorgängen, welche ein Zerfallen des beim Aufbaue des Embryo betheiligten Dotterabschnittes oder des ganzen Eiinhaltes in immer zahlreichere und kleinere Theilchen bedingen, von denen jeder den Werth eines Elementarorganismus besitzt (Furchung des Dotters). Dass dieser Vorgang, wie ich es schon seit langem hervorgehoben, mit der Zellenvermehrung durch Theilung zusammenzustellen ist, unterliegt nicht dem geringsten Zweifel, doch ergibt sich hieraus natürlich noch keine Erklärung oder ein gesetzmässiges Begreifen des Vorganges, da ja auch die Zellentheilung nichts weniger als erkannt ist, und würde dieser Ausspruch noch gerechtfertigter erscheinen, wenn die Furchung des Säugethiereies so abliefe, wie vor kurzem Ed. v. Beneden es dargestellt hat (*Compt. rend. de l'Acad. Belgique 1875*). Nach diesem Autor sollen nämlich gleich die zwei ersten Furchungskugeln eine ganz verschiedene Bedeutung besitzen, indem die eine alle Ectodermazellen der späteren Keimblase, die andere alle Zellen der ersten Entodermaanlage liefere, und müsste diesem zufolge schon bei der ersten Theilung des Dotters oder vielleicht schon vorher ein wichtiger Gegensatz im Ei sich entwickeln, der möglicher Weise mit dem Befruchtungsacte zusammenhinge. Ich halte solche Vorgänge nicht für unmöglich, könnte dieselben jedoch nur auf Grund genügender Thatsachen annehmen, welche E. v. Beneden bis jetzt noch nicht geliefert hat, da alle bisherigen unbefangenen Darstellungen der Furchung von Säugethiereiern von einer solchen Verschiedenheit der Furchungskugeln, wie sie v. Beneden anzunehmen scheint, nichts zeigen.

Verfolgen wir die erste Zellenbildung im Ei weiter, so finden wir, dass bei allen Geschöpfen auf das Zerfallen des Eiinhaltes in eine Summe kleiner Elementartheile ohne Ausnahme eine Massenzunahme des Keimes folgt, welcher aus diesen primitiven Elementen sich aufbaut. Diese Massenzunahme tritt jedoch bei verschiedenen Geschöpfen in sehr verschiedener Zeit auf und gestalten sich dem entsprechend die ersten Entwicklungserscheinungen in mannigfaltig verschiedener Weise. So entsteht bei dem grossen Ei der Batrachier in Folge der totalen Fur-

chung ein reichliches Bildungsmaterial, welches nach den Untersuchungen von Götte bei Bombinator während der ganzen Zeit auszureichen scheint, welche der Embryo innerhalb der Eihüllen zubringt, und im Laufe dieser Zeit die mannigfaltigsten morphologischen Umgestaltungen durchläuft. Götte hat sich durch diese Verhältnisse verleiten lassen, ein solches Verhalten als allgemeines Gesetz anzusehen (Nr. 23, S. 556, 557, 593, 594), jedoch mit Unrecht, indem die Vögel und Säugethiere ganz andere Verhältnisse darbieten. Bei den Vögeln nimmt die Masse des Blastoderma auf jeden Fall schon von den ersten Stunden der Bebrütung an zu, wie die oberflächlichste Vergleichung von Querschnitten des gesammten Blastoderma lehrt, und beginnt hier, entgegen den Annahmen von Götte, eine Ernährung der Blastodermazellen lange vor den ersten morphologischen Gestaltungen, ja selbst vor dem ersten Auftreten des Primitivstreifens. Ebenso ist es bei den Säugern, denn hier genügt das ursprüngliche Material nur zur Herstellung einer einschichtigen Zellenblase (Keimblase) mit einer innern Schicht an der Stelle der Embryonalanlage, und beginnt schon in der frühesten Zeit eine Massenzunahme in Folge einer reichlichen Aufnahme von Stoffen aus dem mütterlichen Organismus.

Ich hätte diese Massenzunahme, dieses frühe Wachsthum der Embryonalanlagen vieler Thiere, das ja auf platter Hand liegt, nicht so sehr betont, wenn nicht Götte dasselbe geläugnet und hierauf eine wichtige Hypothese über das Zustandekommen der ersten Formveränderungen der Embryonen gegründet hätte, die nämlich, dass diese Formveränderungen nicht auf einer Massenzunahme (auf einer Besonderheit des Wachsthums) beruhen, sondern auf Massenverschiebungen. Wie man sieht, kann diese Hypothese wenigstens für die Vögel und Säuger nicht darauf sich stützen, dass bei denselben in frühesten Zeiten keine Wachsthumserscheinungen vorkommen, und wird es daher von anderen Erwägungen abhängen, ob dieselbe für diese Geschöpfe als stichhaltig zu erachten ist oder nicht.

Ich komme nun zur Besprechung der nach der Furchung auftretenden Entwicklungserscheinungen, und hier erheben sich vor Allem zwei Fragen, nämlich die nach den Urformen der Embryonen, und die nach den Primitivorganen oder Keimblättern. Die erste Frage anlangend, so hat schon vor langer Zeit K. E. v. Baer in seinem berühmten Werke den Versuch gemacht, eine gemeinschaftliche Urform für alle Thiere nachzuweisen, welcher der Vergessenheit entrissen zu werden verdient. Baer sagt in dem so wichtigen Scholion V (S. 223): »Je weiter wir also in der Entwicklung zurückgehen, um desto mehr finden wir auch in sehr verschiedenen Thieren eine Uebereinstimmung.

Wir werden hierdurch zu der Frage geführt, ob nicht im Beginne der Entwicklung alle Thiere im Wesentlichen gleich sind und ob nicht für alle eine gemeinschaftliche Urform besteht.« In Folge weiterer Betrachtungen, die ich hier nicht wiedergebe, kommt dann v. Baer zu dem bemerkenswerthen Ausspruche, »dass die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform sei, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln.« Dieser Gedanke K. E. v. Baer's ist, wie jeder weiss, in unsern Tagen erst der Vergessenheit entrissen worden und haben, nachdem eine grosse Anzahl der wichtigsten Entdeckungen über die Entwicklung der wirbellosen Thiere vorausgegangen waren, vor Allem E. Ray Lankester (*Ann. of nat. history 1873*) und E. Haeckel (Monographie der Kalkspongien, 1872; die Gastraeatheorie in Jen. Zeitschr. Bd. VIII. 1874 S. 1, und die Gastrula und die Eifurchung der Thiere, ebend. Bd. IX, 1875 S. 402) denselben wieder aufgenommen. Nach dem letzten Autor besitzen alle über den Protozoen stehenden Geschöpfe als Grundform eine sogenannte »Gastrula«, d. h. eine doppelblätterige, aus Ectoderma und Entoderma gebildete Blase mit einem Munde, welche durch Einstülpung einer einschichtigen, nach der Furchung entstandenen Blase, der »Blastula«, sich hervorbildet. Wo eine solche Gastrula nicht nachzuweisen ist, nimmt Haeckel eine Abänderung der Entwicklung durch Fälschung der Entwicklung oder Cenogenie (s. u.) an, d. h. dadurch, dass in vielen Eiern Nahrungsdotter sich entwickelt, wodurch Veränderungen in der primordialen Eifurchung und somit auch in der ersten Entwicklung hervorgebracht werden, und stellt demzufolge neben die ächte Gastrula, die er später »Archigastrula« heisst, noch 3 andere Formen, die er Amphigastrula, Discogastrula und Perigastrula nennt.

Auf die Einzelheiten der Haeckel'schen Darstellung einzugehen ist nicht nöthig, da die ganze Lehre bei ihm selbst noch im vollen Werden oder besser gesagt in voller Wandlung begriffen ist (man vergl. die beiden oben citirten Aufsätze, von denen der erste von der später so ungemein betonten Cenogenesis kein Wort enthält und auch sonst von dem zweiten in Vielem abweicht), und beschränke ich mich darauf, kurz auseinanderzusetzen, wie meiner Meinung nach die Vögel und Säugethiere zu der sogenannten Gastraeatheorie sich stellen (Gastraea nennt Haeckel ein hypothetisches fertiges Einzelwesen von der Form einer Gastrula). Haeckel ist der Ansicht, dass für diese Geschöpfe durch Götte (Nr. 108—109) und Rauber (Centralbl. 1874 N. 50, 1875 Nr. 4, 17) als Embryonalform eine »Discogastrula«, entstanden durch Invagination einer »Discoblastula«, erwiesen sei (Jen. Zeitschr. IX S. 477) und dass

durch die Untersuchungen dieser beiden Forscher alle entgegenstehenden Angaben anderer Beobachter im Sinne der Gastraeatheorie erledigt seien! Wie man aus Früherem weiss, bin ich durch meine Untersuchungen zu ganz anderen Ergebnissen gekommen als Götte und Rauber, und wird es daher wohl für einmal das Zweckmässigste sein, nur die Thatsachen sprechen und die Gastraeatheorie ganz ausser dem Spiele zu lassen. Bei den Vögeln entsteht als Ergebniss der Furchung eine aus zwei Keimblättern gebildete Scheibe, welche dann nicht durch einen Umschlag vom Rande her, wie Götte und Rauber meinen, sondern durch eine Wucherung von der Mitte des Ectoderma aus dreiblätterig wird. Somit ist hier weder eine Discoblastula, noch eine Discogastrula vorhanden, und ist, wie ich schon anderswo angedeutet habe, die einzige Grundform, die mit den Zuständen niederer Thiere verglichen werden könnte, die Blase, die später entsteht, nachdem das Ectoderma und Entoderma den Dotter umwachsen haben. Diese Blase könnte man Keimblase heissen und der Blastula von Haeckel vergleichen, wenn nicht, während dieselbe sich bildete, bereits der Embryo entstünde, daher dann auch der Vogel nie eine blasenförmige Urform wie die niederen Thiere besitzt und es in seinem Blastoderma nur zu einer rudimentären Darstellung der Keimblase oder der Blastula bringt, was allerdings mit dem mächtigen Nahrungsdotter zusammenhängt, aber ebensowenig eine Fälschung der Entwicklung ist, wie das Vorkommen des Nahrungsdotters selbst.

Bei den Säugethieren kann noch weniger von einer Discoblastula und Discogastrula die Rede sein, als bei den Vögeln, denn bei ihnen entsteht nach der Furchung sofort eine doppelblättrige Keimblase und ist von einem Umschlage, wie Götte ihn gesehen haben will, keine Rede. Will man diese Keimblase mit den Haeckel'schen Typen vergleichen, so kann man sie nur eine Blastula nennen,, dagegen fehlt hier ebenso wie beim Hühnchen eine invaginirte Blastula oder eine Gastrula ganz, und könnte man bei beiden Wirbelthierformen erst viel später in der Einstülpung, die bei der Mundbildung statt hat, vielleicht eine schwache Andeutung der Gastrula finden.

Dem Gesagten zufolge steht es mit der Uebertragung der Gastraeatheorie auf die Säugethiere und Vögel, denen man unbedenklich die Reptilien und wahrscheinlich auch die Knochenfische und Elasmobranchier anreihen kann, sehr misslich, womit übrigens nicht gesagt sein soll, dass die höheren und niederen Thierformen nicht viele Uebereinstimmungen in der ersten Entwicklung zeigen. Namentlich glaube ich, dass die von Huxley schon seit langem und später auch von mir (*Icon. histiologicae*) urgirte Homologie der Keimblätter der Embryonen der

höheren Thiere und der Schichten des Leibes der niederen Organismen, auf die auch E. Haeckel und E. Ray Lankester so grosses Gewicht legen, immer mehr durch sichere Thatsachen sich wird stützen lassen, eine Uebereinstimmung, die möglicher Weise noch viel mehr ins Einzelne zu verfolgen sein wird, als es bis jetzt den Anschein hat.

Ich gehe nun zur Besprechung der Primitivorgane über, welche die Urform der Vögel und Säugethiere zusammensetzen, als welche wir die Keimblätter anzusehen haben.

Verfolgt man die Entstehung des äussern Keimblattes beim Hühnchen und diejenige der demselben gleichwerthigen äusseren Lamelle der Keimblase bei Säugern, so unterliegt es kaum einem Zweifel, dass der erste Vorgang, der nach der Herstellung einer gewissen Anzahl von Embryonalzellen als ersten Bildungsmateriales auftritt, ein histiologischer ist, indem die oberflächliche Zellenlage des Keimes die Natur einer Epithelschicht annimmt oder, wenn man an diesem Ausdrucke sich stossen sollte, zu polygonal begrenzten Pflaster- oder Cylinderzellen sich umbildet. Diese Umgestaltung ist wohl dadurch bedingt, dass beim Hühnchen mit der Bebrütung, beim Säugethiere mit dem Eintritte des Eies in den Uterus eine reichlichere Zufuhr von Ernährungsmaterial zu den oberflächlichen Keimzellen statt hat, welche im Zusammenhange damit sich vergrössern und sich vermehren und so gegenseitig sich abplatten. Da jedoch auch bei den Geschöpfen, bei denen eine Ernährung des Keimes wenigstens von aussen her nicht statt hat, das erste Entwicklungsphänomen nach der Furchung die Bildung eines Ectoderma ist, so lässt sich ganz allgemein sagen, dass die oberflächlichen Keimzellen, welche die Beziehungen des Keimes zur Aussenwelt vermitteln, diejenigen sind, welche die ersten äusseren Einwirkungen erleiden und somit auch besondere Leistungen aufweisen und ein besonderes Gepräge annehmen oder sich individualisiren. Gehen wir weiter ins Einzelne, so stossen wir schon bei der Bildung des Ectoderma auf ein Phänomen, das nicht ohne Weiteres zu deuten ist, nämlich auf eine hervorragende Entwicklung des mittleren Theiles desselben, der später die Embryonalanlage erzeugt. Dieser Theil zeigt sehr bald bei Vögeln und bei Säugern cylindrische, später geschichtete Elemente, während dieselben weiter nach der Peripherie zu einschichtig und pflasterförmig sind und die äussersten, wenigstens beim Hühnchen, durch primitive runde Gestalt und bedeutendere Grösse sich auszeichnen. Diese Eigenthümlichkeit ist nicht mehr so zusagend zu deuten, wie das Auftreten des Ectoderma überhaupt und ist mit der Annahme, dass an Einer Stelle des Keimes die Intensität der vegetativen Vorgänge in den Zellen des Ec-

toderma grösser sei als an den andern, nicht viel gewonnen, wenn auch dieselbe durch alle späteren Erscheinungen unterstützt wird.

Nach der Anlage des Ectoderma und der Verdickung desselben, die wir Embryonalanlage heissen, ist nämlich der erste weitere Entwicklungsvorgang das Auftreten des Primitivstreifens, einer axialen Wucherung oder Verdickung des Ectoderma, welche beim Säugethiere an einer beschränkten Stelle am hintersten Ende des Embryonalfleckes beginnt und von hier aus in der Richtung der späteren Axe nach vorn sich entwickelt. Eine Erklärung dieser so früh beginnenden grösseren Wachsthumsintensität in einer linienförmigen Stelle des Keimes ist bis jetzt noch nicht gegeben und konnte auch nicht gegeben werden, da erst durch mich bekannt wurde, dass die Bildung des Primitivstreifens und des ganzen Mesoderma von der Mitte des Ectoderma ausgeht und von einer Wucherung der Ectodermazellen abhängt. So wichtig nun aber auch diese so früh auftretenden axialen Bildungen sind, die in dieser oder jener Weise allen Wirbelthieren zuzukommen scheinen und so wünschbar es auch wäre, das Räthsel ihrer Entstehung zu lösen, so scheint diess doch für einmal unmöglich zu sein. Immerhin erlaube ich mir hervorzuheben, dass in der Gegend des Primitivstreifens die Bedingungen für eine energische Vegetation der Keimzellen die günstigsten zu sein scheinen, günstiger als an anderen Stellen. Beim Hühnchen liegt die Mitte der Keimscheibe (die *Area pellucida*), die auch früher bei der Furchung immer voran ist, dem verflüssigten Dotter der Keimhöhle am nächsten, während in der *Area opaca* die dicke Entodermalage die Aufnahme von Nahrungsmaterial durch die Ectodermazellen schwieriger macht. Beim Säugethiere liegt die Stelle der Keimblase, wo der Primitivstreifen sich entwickelt, einer wuchernden und gefässreicheren Stelle der Uteruswand (der späteren Placentarstelle) an, wodurch ebenfalls eine reichlichere Zufuhr von Säften gerade an dieser Stelle bewirkt werden muss, und was die im Wasser sich entwickelnden Eier betrifft, so könnte die dem Lichte zugewandte Eifläche eine ähnliche Bevorzugung in der Intensität des Wachsthumes zeigen. Wäre nun aber auch in dieser Weise vielleicht zu begreifen, dass die Gegend des Primitivstreifens energischer wächst, oder in ihren Elementen an Zahl zunimmt, so wäre doch immer nicht verständlich gemacht, warum die Stelle mit grösserer Wachsthumsintensität eine linienförmige Ausdehnung hat oder gewinnt. Bei einer so schwierigen Frage ist es erlaubt Alles zu erwägen, was etwa zur Aufklärung dienen kann, und möchte ich daher noch hervorheben, dass hier wahrscheinlich eine ganz allgemeine Erscheinung vorliegt, die vom axialen Wachsthume der Pflanze an durch das ganze

Thierreich hindurch geht und hier in einzelnen Abtheilungen mit besonderer Grösse auftritt.

Während das mittlere Keimblatt vom Ectoderma und dem Primitivstreifen aus sich bildet, entwickelt sich auch das Ectoderma von der Mitte des Keimes aus zu einer histiologisch besonderen Haut, mit Bezug auf welche Umwandlung auf das oben beim Entoderma Angegebene verwiesen wird, und treten dann sofort wichtige morphologische Gestaltungen auf, bei denen alle drei Keimblätter in diesem oder jenem Grade sich betheiligen. Von einem gesetzmässigen Begreifen der hierbei, bei der Bildung des Medullarrohrs, der Chorda, der Urwirbel, des Amnion, der Leibeshöhle, der Sinnesorgane u. s. w. stattfindenden Vorgänge wird so lange keine Rede sein können, als uns nicht die gesammten Lebenserscheinungen der Zellen der 3 Keimblätter genau bekannt sind und kann es sich somit vorläufig nur darum handeln, die Grunderscheinungen zu skizziren, die bei den genannten und den anderen morphologischen Vorgängen maassgebend sind. Als solche betrachte ich: 1) das Wachsthum von Zellencomplexen durch fortgesetzte Vermehrung ihrer Elemente; 2) histiologische Differenzirungen und 3) mechanische Momente.

Was erstens das Wachsthum von Zellencomplexen anlangt, so unterscheide ich compacte und membranöse Gebilde. Bei compacten Bildungen, wie der *Chorda dorsalis*, den Urwirbeln, den Anlagen der Extremitäten, in späteren Zeiten den Anlagen vieler Drüsen, wird durch fortgesetzte Zellenvermehrung das betreffende Organ dicker und länger oder anderweitig umgestaltet und können in Folge dessen theils einfache Vergrösserungen ohne Aenderungen der Form, theils mannigfache Formumwandlungen stattfinden. Bei häutigen Gebilden ist der einfachste Fall der, dass eine aus Zellen bestehende Membran allseitig wächst und durch fortgesetzte Theilungen ihrer Elemente in der Richtung der Fläche sich ausdehnt. Findet sich diess bei einer flach ausgebreiteten Haut, deren Ausdehnung keine Hindernisse entgegenstehen, so wächst dieselbe einfach in die Fläche, wie diess bei dem äusseren und inneren Keimblatte von Hühnerembryonen und beim Entoderma der Keimblase von Säugethieren der Fall ist. Bilden dagegen die Zellen Hohlgebilde oder Röhren, so erweitern sich dieselben, wie z. B. die Keimblase, das Epithelialrohr des Darmkanales, der Drüsengänge, der Allantois u. s. w.

Verwickeltere Vorgänge ergeben sich, wenn an einem hautartigen Zellencomplexe die Elemente nur an gewissen mittleren Stellen sich vermehren. In diesem Falle müssen nothwendig Faltenbildungen entstehen, deren Form von der Gestalt der wuchernden

Zone und dem Widerstande der umgebenden Theile abhängt. Nehmen wir als Beispiel die ersten Faltensysteme, die bei der Entstehung der Rückenwülste und der Rückenfurche entstehen. Gesetzt es finde bei diesen Vorgängen eine Zellenvermehrung in zwei linienförmigen, parallelen Zügen in der Querrichtung statt, so kann eine Faltenbildung nur entstehen, wenn die umgebenden Theile des Blastoderma einen gewissen Widerstand leisten, indem sonst die Keimhaut einfach sich verbreitern und elliptisch werden würde. Ist dagegen ein Widerstand gegeben, so müssen die wuchernden Theile zu Falten sich erheben, und wenn in diesen Falten die Zellenvermehrung an dem Einen äusseren Faltenschenkel stärker oder allein auftritt, so werden die Faltenkämme einander sich nähern und schliesslich zusammentreffen. Hierbei kann möglicher Weise ganz mechanisch auch noch eine Compression der in den Zwischenräumen der beiden Falten liegenden Elemente stattfinden und dieselben in Folge dessen vielleicht ihre Form ändern und näher zusammenrücken. In ganz ähnlicher Weise könnten die Vorgänge ablaufen bei der Bildung der Linsengrube, der primitiven Ohrgrübchen, der Geruchsgrübchen, der Amnionfalte, so wie ferner bei dem Wachsthume der in Form von Hohlgängen sprossenden Drüsen, wie der Lungen, die immer neue, hohle Drüsenenden bilden.

Neben diesen Vorgängen der Zellenvermehrung oder der Zellenwucherungen spielen zweitens auch histiologische Differenzirungen unstreitig eine Hauptrolle bei den Embryonalanlagen. Will man bestimmt und entschieden sich überzeugen, welche Bedeutung solchen Vorgängen zukommt, so denke man an die Extremitäten, die als gleichartige Zellencomplexe sich anlegen und von aussen her nur ihre Nervenstämme und Gefässe erhalten, alle anderen Organe: Muskeln, Knochen, Sehnen, Bänder, Häute, aus sich durch histiologische Umbildungen erzeugen, indem gruppenweise die Elemente die einen diesen, die andern jenen Character annehmen. Ganz ähnliches findet sich noch in vielen anderen Fällen der Art, wie bei der Bildung der Gefässe in der Keimhaut, der Entstehung der Chorda, der Abschnürung der Urwirbel, der Ablösung der Muskelplatten von den Urwirbeln, der Abschnürung des Wolff'schen Ganges von den Seitenplatten u. s. w., doch sind uns die Gesetze, die diesen Umbildungen zu Grunde liegen, noch gänzlich unbekannt.

Unzweifelhaft spielen endlich auch mechanische Momente bei den Entwicklungsvorgängen eine Rolle, doch darf man die Bedeutung derselben nicht überschätzen und hat man im Auge zu behalten, dass dieselben immer nur als Begleiter von Zellenwucherungen auftreten.

Hierher rechne ich die Krümmungen junger Embryonen, die man wohl mit Recht als Folge eines überwiegenden Wachsthums der Dorsalgegend im Vergleiche zur Ventralseite betrachtet, ferner die Zusammenkrümmungen des Herzens in Folge vorwiegenden Längenwachsthums bei fixirten Enden, die Windungen des Darmkanals u. s. w. Im einzelnen Falle ist es oft ungemein schwer zu sagen, ob eine Gestaltung durch directe, in den betreffenden Organen liegende Vorgänge bedingt oder eine abgeleitete sei und wird daher wohl noch eine lange Reihe mühevoller Untersuchungen anzustellen sein, bevor in diesen Fragen eine Uebereinstimmung sich erzielen lassen wird.

Die Gestaltungen des Organismus im Grossen und Ganzen hat v. Baer schon vor langer Zeit in glücklicher Weise in eine Formel gebracht, die in der historischen Einleitung kurz vorgelegt wurde und immer noch ihre Berechtigung hat, obschon im Einzelnen Manches etwas anders sich gestaltet hat. Am wichtigsten ist in dieser Beziehung die Frage nach den Primitivorganen und ihrer Bedeutung. Nachdem Remak zuerst in glänzender Weise die Rolle der drei Keimblätter bei der späteren Entwicklung vorgetragen und dieselben besonders nach ihrer physiologischen Seite als Primitivorgane dargestellt hatte, gab man sich allgemein der Hoffnung hin, ein allgemeines Grundgesetz aufgefunden zu haben. Und doch hatte schon Remak die Lücken und Mängel seiner Darstellung offen aufgedeckt und waren dieselben auch von Niemand verkannt worden. Allein einmal glaubte man im Stande zu sein, diese Mängel durch verbesserte Beobachtungen zu beseitigen, anderseits liess man sich durch die vielen neuen allgemeinen Gesichtspuncte blenden. So ging es eine Zeit lang, bis am Ende die Einsicht sich Bahn brach, dass die Keimblätter keineswegs in der Weise Primitivorgane sind, wie man nach den Remak'schen Erfahrungen es, ich möchte sagen, erwartet und gehofft hatte. Meine jetzigen durch die Zeit und erneute Erfahrungen geläuterten Anschauungen gehen dahin, dass von den primitiven 3 Keimblättern nur Eines, nämlich das Entoderma, ein wirkliches einheitliches Primitivorgan darstellt, welches nur Einerlei Gewebe und nur Einerlei Organe, nämlich Epithelien und epitheliale Organe (Drüsen des Darmes), erzeugt. Was dagegen die anderen zwei Keimblätter anlangt, so können dieselben, weil genetisch zusammengehörend, auch nur als Ein Primitivorgan angesehen werden, welches sowohl Epithelialbildungen, als auch alle anderen Gewebe und Organe von dem verschiedensten physiologischen Werthe erzeugt. Es kann daher nicht auffallen, wenn das spätere mittlere Keimblatt auch die Epithelien der Urniere und der Geschlechtsdrüsen erzeugt, ebensowenig als dass das äussere

Keimblatt das centrale Nervensystem und möglicherweise noch andere nervöse Theile hervorbringt. Will man im Bereiche dieser zwei Keimblätter zu einheitlichen histiologischen und physiologischen Primitivorganen gelangen, so hat man dieselben in späteren Bildungen zu suchen und lassen sich vielleicht als solche bezeichnen das Hornblatt, die Medullarplatte, die Endothelien der Pleuro-peritonealhöhle, die Muskelplatten der Urwirbel, die eigentlichen Urwirbel, die Seitenplatten.

Wendet man die Frage anders und frägt man, ob jedes Hauptgewebe, somit auch jede entsprechende physiologische Leistung, sein besonderes Primitivorgan besitze, so ist entschieden mit Nein zu antworten. Das Epithelial- und Epidermisgewebe entsteht aus dem äusseren, dem mittleren und dem inneren Keimblatte, wobei freilich die beiden ersteren eine vorwiegende Rolle spielen. Das Nervengewebe hat als Grundlage einerseits die Medullarplatte des Ectoderma und ausserdem Theile der Urwirbel, möglicherweise auch noch andere Theile des mittleren Blattes. Zur Erzeugung von Muskelgewebe ist neben der Muskelplatte der Urwirbel auch die Hautplatte (Extremitätenmuskeln, Hautmuskeln), dann die Darmfaserplatte (Darm-Herzmuskeln) und der eigentliche Urwirbel (vordere vertebrale Muskeln) befähigt und nach meinen Erfahrungen bei Hydra (*Icones histiologicae* S. 105), die Kleinenberg bestätigt hat, auch das Ectoderma. Bindesubstanzen endlich liefern, wie es scheint, fast alle Primitivorgane des mittleren Keimblattes und möglicherweise auch die Medullarplatte.

In Folge aller dieser Erwägungen drängt sich unwiderstehlich die Ueberzeugung auf, dass die Bedeutung der Keimblätter keine histiologisch-physiologische, sondern eine morphologische ist. Gehen wir davon aus, dass ursprünglich alle Embryonalzellen, so wie sie aus der Furchung hervorgehen, gleichwerthig sind, so lässt sich der Satz aufstellen, dass alle drei Keimblätter *potentia* auch die Fähigkeit zur Umbildung in alle Gewebe haben, jedoch in Folge bestimmter morphologischer Gestaltungen dieses Vermögen nicht allerwärts bethätigen. So werden die Oberflächenzellen allerwärts in die mehr indifferente Rolle von Begrenzungszellen oder von vegetativen Zellen gedrängt, während die inneren Zellen vorwiegend zu eigenartigen Elementen sich umgestalten, wobei wohl vor Allem das hier allein sich entwickelnde Blut eine Hauptrolle spielt. Auch bei diesen histiologischen Vorgängen werden wir jedoch bekennen müssen, dass uns die letzten Gründe des Geschehens annoch verborgen sind.

Zum Schlusse stelle ich nun noch die Sätze zusammen, zu denen diese allgemeinen Erwägungen geführt haben.

1. Die letzten Gründe der morphologischen und histiologischen Gestaltungen bei der Entwicklung der höheren Wirbelthiere sind annoch unbekannt.

2. Das Ei ist ein Elementartheil von gesetzmässiger Organisation und Form, der wie alle anderen Elementartheile sein besonderes Leben besitzt.

3. Durch die Befruchtung erhält das Ei einen Impuls, der eine Reihe von Bewegungen in demselben einleitet, die unter gewöhnlichen Verhältnissen an Elementartheilen nicht vorkommen.

4. Diese Bewegungen führen in erster Linie zu fortgesetzten Theilungen des Dotters, die der gewöhnlichen Zellentheilung gleichwerthig sind. Früher oder später beginnt dann zweitens der Keim auch an Masse zuzunehmen, welches Wachsthum wesentlich auf einer Vermehrung seiner Elemente ohne Abnahme derselben an Grösse beruht.

5. Die morphologischen Gestaltungen beginnen schon in den ersten Zeiten, noch bevor die Massenzunahme des Keimes sich einleitet und beruhen in letzter Linie auf gesetzmässigen an und durch die Elementartheile ablaufenden Vorgängen, als welche zu bezeichnen sind: a) Allseitige oder einseitige Wucherungen von Zellencomplexen. b) Histiologische Differenzirungen von solchen.

6. Bei diesen Elementarvorgängen spielen mechanische Momente, vor allem die Elasticitätsverhältnisse der wachsenden und die Widerstände der umgebenden Theile eine ganz bestimmte wesentliche Rolle, doch sind dieselben niemals in erster Linie das Ausschlaggebende und Bestimmende.

7. Es gibt keine einfachen histiologischen Primitivorgane, vielmehr besitzen wahrscheinlich alle Keimblätter *potentia* die Fähigkeit, alle Gewebe zu erzeugen.

8. Alle Primitivorgane, die bei der ersten Entwicklung auftreten, sind morphologische und haben in erster Linie Beziehung zu den Formgestaltungen der Organe.

Anmerkung. Schon seit länger als einem Jahrhunderte, seit den epochemachenden Arbeiten von C. Fr. Wolff haben viele denkende Naturforscher das Gesetzmässige in der Entwicklung der organischen Wesen zu enträthseln versucht und sind als Frücht dieser Bemühungen eine Reihe der wichtigsten allgemeinen Sätze und Erkenntnisse erstanden, von denen jedoch keiner auf den Rang eines wirklichen Gesetzes im Sinne derer der exacten Naturwissenschaften Anspruch erhob. Erst unseren Tagen war es vorbehalten, solche, wie ihre Vertreter meinten, wirkliche Gesetze auftauchen zu sehen und will ich hier ihrer Bedeutung halber diese neuesten Aufstellungen, vor Allem die Lehren von E. Haeckel einerseits und W. His andererseits, kurz besprechen.

E. Haeckel hat schon früher und vor Allem in seiner Anthropogenie und in seinen Aufsätzen »über die Gastrula und die Eifurchung der Thiere« und »Ziele und Wege der Entwicklungsgeschichte« in der Jenenser Zeitschrift als »Grundgesetz der organischen Entwicklung« oder als »biogenetisches Grundgesetz« den Satz aufgestellt: »die Ontogonie ist eine kurze Recapitulation der Phylogonie« oder mit anderen Worten: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die thierischen Vorfahren desselben Organismus (oder die Stammformen seiner Art) von den ältesten Zeiten der organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.

Da nun die Entwicklungsgeschichte des Thierreiches oder die Phylogonie, wie Häckel meint, durch die Darwin'schen Lehren vollständig aufgeklärt sei, so werde nun auch sofort ein Verständniss der individuellen Entwicklungsgeschichte möglich, während wir vor dieser Zeit überhaupt keine klare Vorstellung von dem eigentlichen Wesen und den Ursachen der Keimesentwicklung besassen. Zur weiteren Erläuterung fügt Häckel bei, dass man vor Darwin die sonderbare Formenreihe durchaus nicht sich erklären konnte, welche der Mensch während seiner Entwicklung durchläuft und nicht begriff, warum diese seltsame Reihe von verschiedenen thierähnlichen Formen in der Ontogenese desselben erscheint.

So weit Haeckel. Nehmen wir für einmal an, es seien die Darwin'schen Lehren richtig und erwiesen, während dieselben bekanntlich vielfach bestritten und sicherlich nicht durch Thatsachen bestätigt sind, und fragen wir uns, welche Erkenntniss der Entwicklungsgesetze der Einzelnindividuen wir aus denselben ableiten könnten. Zugegeben, der Mensch stehe am Ende einer langen Entwicklungsreihe, in welcher ein einzelliges Urthier, ein blasenförmiges mehrzelliges Wesen, ein Wurm, ein Mollusk oder eine Anneliide, ein Fisch, ein Amphibium u. s. w. Durchgangsstadien bildeten, und diese ganze Reihe sei nach Darwin'schen Principien, durch immerwährendes Variiren, Züchtung der neuen Formen im Kampfe um das Dasein und Vererbung derselben als eine continuirliche im Laufe von undenklichen Zeiten entstanden; so ist doch nicht einzusehen, inwiefern durch diese Erkenntniss ein Licht auf die Gesetze der Entwicklung der Einzelwesen und somit auch des Menschen geworfen werden sollte. Das einzige, was hier als Mittel der Erklärung in Betracht kommen kann, ist die Vererbung. Es ist Thatsache, dass ein Organismus durch die Zeugung seine wichtigsten physischen Eigenschaften auf das neue Wesen überträgt und unter Umständen auch Eigenschaften seiner nächsten Vorfahren an dasselbe überliefert. Allein aus dieser Thatsache ergibt sich nicht die geringste Einsicht in die Gesetze dieser Uebertragung und wissen wir, auch wenn der Mensch die oben genannten und noch andere Formen unter seinen Vorfahren gehabt haben sollte, nach wie vor nicht, warum derselbe bei seiner Entwicklung gerade nur gewisse Stadien seiner praesumtiven Stammesentwicklung durchläuft, andere nicht. Man versuche doch einmal zu erklären, warum der Mensch von allen niedern Stufen nur als Eizelle (Monerula und Cytula Haeckel) die der einzelligen Wesen (Moneren, Amoeben), im Stadium der Furchung als »Morula« (Haeckel die von einfachen Zellenkolonien (Synamoebium Haeckel) und als Keimblase

(Blastula H.) das Stadium der Planaeen H. durchläuft und dann mit dem Auftreten des vom Ectoderma abstammenden Primitivstreifens, der vielleicht bei keinem Wirbellosen in dieser Art gefunden wird, sofort zum Wirbelthiere sich gestaltet! Oder man gebe den Nachweis, warum der menschliche Embryo kein vollständiges knorpeliges Cranium wie die Fische, warum keine äusseren und inneren Kiemen, wie die Fische und Amphibien, warum noch manches Andere nicht entwickle, was seine Vorstufen besitzen! Und wenn man diess zu leisten nicht im Stande ist, so gebe man es auf, das sogenannte biogenetische Gesetz als eine alles erhellende Leuchte zu preisen! Freilich helfen sich die Darwinianer mit der Formel »die Entwicklung werde im Laufe der Zeiten abgekürzt«, so dass vollkommnere Geschöpfe nicht mehr alle früheren Stufen wiederholen, sondern nur einige. Da jedoch auch diese abgekürzte Entwicklung nicht gesetzmässig begründet ist, ja nicht einmal der Versuch einer solchen Begründung vorliegt, so wird man es Niemand verargen können, wenn er diesem Ausspruche keine weitere Bedeutung beilegt.

Somit wirft die Phylogonie in keinerlei Weise ein bestimmtes Licht auf die Ontogonie und sind wir nach wie vor, auch angenommen, es gehe die erstere ganz im Sinne Darwin's vor sich, nicht im Stande zu erklären, warum die verschiedenen Typen der Wirbelthiere so verschiedene Entwicklungen durchlaufen. Eher lässt sich, so scheint es, vom Standpunkte der Darwinianer her, aus der Ontogonie ein Schluss auf die Phylogonie ableiten. So wird man z. B. aus dem Vorkommen von Kiemenbogen bei Säugern auf Vorfahren mit Kiemen schliessen dürfen. Ob aber diese Amphibien oder Fische, und aus welcher Gruppe waren, das ist nicht ersichtlich. Wenn man ferner beim menschlichen Embryo als Urform eine einfache runde Blase mit zwei Blättern findet, so kann man sagen, diese Keimblase sei Erbtheil eines niederen, einer Blastula ähnlichen Geschöpfes (einer sogenannten Planaea, Haeckel) und ebenso kann man das einfache Herz des Embryo oder die *Chorda dorsalis* von einem Mollusken oder einer Annellide, das primitive Geruchsgrübchen von einem niederen Wirbelthiere ableiten u. s. w.; aber was ist mit solchen Aussprüchen gewonnen, so lange nicht erkannt ist, nach welchen Gesetzen solche Organe auf den menschlichen Embryo sich vererbt haben und warum die Vererbung gerade diese und nicht auch andere Theile betroffen hat?

In dem bisher Bemerkten wurde von den der Haeckel'schen Lehre günstigsten Voraussetzungen ausgegangen, nun komme ich zu einer Reihe von Erscheinungen, welche denselben bestimmt widersprechen. Wenn die Ontogonie eine abgekürzte Phylogonie ist und die Gesetze der letzteren die gesammte Entwicklung der Einzelwesen erklären, so dürfen in der Ontogonie keine Erscheinungen vorkommen, die nicht auch in der Stammesgeschichte sich finden. Und doch ist dem so. Die Entwicklungsgeschichte der höheren Thiere ist nicht einfach nur eine, wenn auch verkürzte, Recapitulation der Stammesgeschichte, sondern sie bietet auch Seiten dar, von denen die letztere gar nichts weiss. Statt anderer Beispiele nenne ich nur das Amnion, die Allantois und den Fruchtkuchen der höheren Wirbelthiere. Keines der Geschöpfe, welche die Darwinianer als Vorfahren dieser Vertebraten ansehen, besitzt weder im vollendeten Zustande, noch während seiner Entwicklung irgend eines dieser Organe und ist daher von vorne herein darauf zu ver-

zichten, dieselben von der Stammesgeschichte her zu erklären. Ferner ist hier die so sehr merkwürdige Thatsache hervorzuheben, dass die Ontogonien selbst nahe verwandter Thiere (Meerschweinchen, Kaninchen) so sehr verschieden sein können, dass auch nicht die Spur einer Möglichkeit vorliegt, die eine aus der andern abzuleiten.

In diesem Dilemma hat nun freilich Haeckel schon früher andeutungsweise (Anthropogenie 1874 S. 626) und bestimmter in seinen neuesten oben citirten Aufsätzen einen Ausweg darin gesucht, dass er die neue Lehre der Fälschungsgeschichte (Cenogenesis) aufstellte. In allen Ontogonien, wenigstens der höheren Geschöpfe, sollen zwei Vorgänge zu unterscheiden sein, erstens die Palingenie (Auszugsgeschichte), Erscheinungen, die unmittelbar auf eine frühere, selbständige Stammform sich beziehen und getreu durch Vererbung übertragen sind, und zweitens cenogenetische Processe, bei denen diess nicht der Fall ist, welche vielmehr durch Anpassung der Eier und Keime und der Embryonen an die Bedingungen des Ei- und Embryolebens entstanden sind. In dieser Weise soll nach Haeckel der Nahrungsdotter, das Amnion, die Allantois u. s. w. sich entwickelt haben, und findet er so einen bequemen Ausweg aus der Sackgasse, in die sein ursprüngliches biogenetisches Grundgesetz gerathen ist. Schade nur, dass Niemand von derartigen Anpassungen von Eiern und Embryonen (nicht Larven) etwas weiss, und dass solche Anpassungen im Darwin'schen Sinne aufgefasst, vollkommen ungereimt erscheinen. Oder wie sollte nach Darwin'schen Principien ein Embryo eines Batrachiers im Eie zu einem Amnion und einer Allantois kommen, um zu einem Reptil sich zu gestalten, oder das gefurchte Ei eines Nagers zu einer Umkehrung der Keimblätter wie in der Keimblase des Meerschweinchens! Solche Umgestaltungen der Eier und Embryonen sind vom Standpuncte meiner Evolutionslehre allerdings gedenkbar, allein wer sie annimmt, hat die Darwin-Haeckel'sche Lehre verlassen und sich als Anhänger der Lehre von einer sprungweisen Entwicklung aus inneren Ursachen erwiesen.

Als letztes und gewichtigstes Argument führe ich nun noch das ins Feld, dass die Darwin-Haeckel'sche Phylogonie meiner Meinung nach der Wahrheit nicht entspricht. Da jedoch hier nicht der Ort ist, den Werth der verschiedenen Descendenzlehren zu erörtern, so beschränke ich mich auf die Bemerkung, dass auf jeden Fall der Darwinismus nicht bewiesen ist und die von mir vertheidigte Evolutionslehre (S. Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Pennatulidenstammes nebst allgemeinen Betrachtungen zur Descendenzlehre, Frankf. 1872), die ich früher die Lehre von der heterogenen Zeugung nannte, auf ebenso sicherem Boden steht wie jene. Bei meiner Auffassung der Entwicklung des Thierreiches, nach welcher die einzelnen Typen nicht ganz allmälig in einander sich umgebildet, sondern sprungweise auseinander sich entwickelt haben, kann an eine Erklärung der Ontogonie durch die Phylogonie nicht gedacht werden, denn es bedarf ja die Phylogonie selbst einer gesetzmässigen Deutung. Wenn, um eines der handgreiflichsten Beispiele zu wählen, die Amphibiengattung Amblystoma aus der Gattung Siredon hervorgegangen sein sollte, so würde diess durch eine rasch ablaufende Metamorphose zu Stande kommen, deren Gesetze nichts weniger als klar vorlägen. Und wenn, wie ich es für möglich halte, die Keime oder Eier einer niederen Thierform im Stande wären unter uns unbekannten Verhältnissen eine neue

Entwicklungsbahn einzuschlagen, so fände ganz derselbe Fall statt. Ja selbst bei der Darwin'schen Descendenzlehre, bei der ja das Variiren der Ausgangspunct für Alles weitere ist und durch immer neues Auftreten die ganze Entwicklungsreihe beherrscht, ist, wie ich seit langem betont habe, dieses Variiren eine ganz unbekannte, nicht gesetzmässig erfasste Grösse und somit die ganze Phylogonie eine ungelöste Rechnung mit vielen Unbekannten.

Bei so bewandten Verhältnissen kann die Entwicklungsgeschichte der Einzelwesen nicht umhin, vorläufig ihren Weg für sich allein zu gehen und unbekümmert um die phylogenetischen Hypothesen den Versuch zu machen, die Bildungsgesetze der Organe und Systeme und der Einzelnorganismen zu ergründen. Aus der Vergleichung der Entwicklung aller Einzelnwesen werden in zweiter Linie die allgemeinen Gesetze der Entwicklung der Organismen sich ableiten lassen und unzweifelhaft wird dann auch nach und nach als Frucht einer rationellen Behandlung dieser vergleichenden Embryologie eine gesunde Descendenzlehre sich erheben und den Bau abschliessen. Ein allzukühnes Vordringen in der letzten Richtung allein mag zwar nach manchen Seiten Beifall sich erringen, und auch durch Anregungen mannigfacher Art Nutzen stiften können, doch wird die Wissenschaft sicherlich mehr Vortheil haben, wenn die Erforschung der Thatsachen in erste Linie gestellt wird, die im Gebiete der Embryologie zwar mühsam zu erringende, aber dafür auch um so lohnendere Früchte bringt.

Wenn wir das Studium der Entwicklungsgeschichte in dieser Weise auffassen, so ist, wie leicht ersichtlich eine mathematische Begründung derselben das Endziel der Wissenschaft und verdient daher schon aus diesem Grunde der von W. His nach dieser Richtung gemachte Versuch alle Beachtung.

Nach His (Nr. 12, S. 52) lässt sich die Mechanik der Gestaltung des Embryo auf ein einfaches Problem zurückführen, auf das Problem nämlich von den Formveränderungen einer ungleich sich dehnenden, elastischen Platte.

»Es sei eine ebene elastische Platte gegeben, die sich aus irgend einer »Ursache ausdehnt, so wird dieselbe nur so lange eben bleiben, als sie in »allen Punkten genau in demselben Maasse wächst. Ist dies nicht der Fall, so »wird sie sich krümmen und sie wird zugleich an verschiedenen Stellen un»gleich dick werden. Die besondere Form, die die Platte annimmt, wird ab»hängig sein einmal von dem Gesetze ihresWachsthums, anderntheils von dem »Gesetze, nach welchem die elastischen Kräfte in ihr vertheilt sind. Ausser »mannigfachen Verbiegungen und Knickungen wird aber eine solche sich »dehnende Platte auch Continuitätstrennungen, seien es Flächenspaltungen, »seien es Längs- oder Querspaltungen erleiden können. Die Formverände»rungen der Platte werden nämlich vielfältige Spannungen zur Folge haben, »welchen die Festigkeit des Gewebes nicht durchweg das Gleichgewicht zu »halten vermag.«

»Die Keimscheibe stellt nun in der That eine elastische Platte mit un»gleich vertheiltem Wachsthume dar. Sie wächst im Centrum rascher als an »der Peripherie. Die Peripherie bildet sonach für den Mitteltheil der Scheibe

»einen Ausdehnungswiderstand und die Folge davon ist, dass die Scheibe sich »blasenartig wölbt und nach bestimmten Richtungen sich faltet.«

»Das Gesetz, nach welchem in der Keimscheibe das Wachsthum voran»schreitet, scheint ein verhältnissmässig einfaches zu sein und für die Wissen»schaft stellt sich die Aufgabe, dasselbe festzustellen und aus ihm, sowie aus »dem Gesetze der Elasticitätsvertheilung, die successive entstehenden Formen »abzuleiten. — Es ist eine Aufgabe, die, wie man sieht, mathematisch sich »formuliren lässt und als deren letzte Lösung auch eine mathematische Ab»leitung muss angesehen werden.«

Etwas weiter unten (S. 54) bemerkt His: »Eine scharfe Feststellung des »Wachsthumsgesetzes wird wohl immer ein frommer Wunsch bleiben. Für »unsere nachfolgenden Betrachtungen kann indess die Kenntniss von einigen »seiner Eigenschaften genügen und diese können wir für die ersten Zeiten »der Entwicklung aus den Verschiedenheiten in der Dicke der Keimscheibe »entnehmen.« — — —

»Gehen wir von dem ebendargelegten Princip aus, so ergibt sich für die Keimscheibe, dass anfangs das Maximum ihrer Wachthumsintensität in das Centrum fällt, von da nimmt die Wachsthumsintensität nach allen Richtungen ab, aber nach verschiedenen Richtungen ungleich, symmetrisch nach beiden Seiten, unsymmetrisch nach vorn und hinten.«

»Somit ist das Wachsthum der Keimscheibe eine Function »von Ort und Zeit, welche zu gegebener Zeit räumlich nur ein »Maximum besitzt; von diesem, dem Wachsthumscentrum, aus»gehend nimmt die Function nach allen Richtungen stetig ab »und zwar symmetrisch mit Bezug auf eine durch das Centrum »gelegte Axe (die Längsaxe), unsymmetrisch mit Bezug auf zwei »andere, senkrecht zu einander und zu jener gestellten Axen »(die Queraxe und die Tiefenaxe).«

Zur Erläuterung füge ich nun noch die folgenden Stellen bei:

S. 56. »Das Wachsthum der Keimscheibe ist, wie wir oben sahen, eine »stetige Function, es macht mit anderen Worten keine Sprünge. Alle Sub»stanzanhäufungen, welche den Anschein lokaler Wucherung darbieten, müssen »zurückführbar sein auf die besondere Art der Keimscheibenfaltung, ebenso »müssen die lokalen Verdünnungen, die Abschnürungen u. s. w. ihre mecha»nische Erklärung finden in den Zerrungen, welche die einzelnen Abschnitte «der gefalteten Platte erfahren.«

S. 66. Anmerkung. »Die Vorstellung, dass die Körperbildung als ein Faltungsprocess anzusehen sei, ist wohl durch Pander am schärfsten ausgesprochen worden. Bei v. Baer tritt sie schon weit weniger in den Vordergrund und hat sich später noch mehr verwischt. Merkwürdig erscheint in der Hinsicht die gegen Reichert gerichtete Stelle bei R. Wagner, Lehrb. d. Phys. 3. Aufl. I, 69. »Niemandem wird es einfallen, sich die drei Blätter der Keimhaut wie die Blätter eines Buches zu denken. Niemand wird der mechanischen Vorstellung huldigen, als entstände der Embryo durch eine Faltenbildung dieser 3 Blätter.«

Das Mitgetheilte möge genügen, um von den Grundanschauungen von His eine Vorstellung zu geben. Um dieselben nach allen Seiten in allen Details

richtig aufzufassen, ist ein sorgfältiges Studium seines grossen Werkes unumgänglich nöthig, doch ist der leitende Gedanke, der sich durch Alles durchzieht, der, dass die Wachsthumserscheinungen weniger direct, als durch mechanische Momente mannigfacher Art, die sie hervorrufen, die Organbildung und Organgestaltung bedingen. So ist, wenn anders ich His recht verstehe, der Widerstand, welcher der stetigen Ausdehnung der im Centrum am meisten wachsenden Keimscheibe sich entgegenstellt, die Ursache der Bildung der Rückenwülste und der Amnionfalten; so bedingt die Krümmung des Nervenrohres nach der Bauchseite, die die Folge eines vorwiegenden Wachsthums desselben ist, eine Menge von Umgestaltungen des Rohres in der Weite, Dicke der Wand und Form der einzelnen Abschnitte, wobei zur Versinnlichung ein gebogenes Gummirohr herbeigezogen wird; so endlich entstehen die Blätterspaltungen, die Differenzirungen der Organe, der Chorda, der Urwirbel, die Abschnürungen der Linse, des Medullarrohres durch mechanische Momente ohne directe Betheiligung dieser Theile.

Ich habe die Darlegungen von His, die in einer neuen vortrefflich geschriebenen Arbeit (No. 47) eine mehr populäre Darstellung erfahren haben, vielfältig überlegt, ohne im Stande zu sein, mich denselben vollkommen anzuschliessen. So sehr ich, wie sicherlich Jeder, mit seinen Praemissen übereinstimmen muss, dass die Entwicklung des Blastoderma eine Function der Wachsthumserscheinungen an seinen Elementartheilen und der in der Platte obwaltenden mechanischen Momente sei, so kann ich doch unmöglich diesen mechanischen Momenten einen so grossen Einfluss einräumen, wie His. Ganz allgemein möchte ich den Satz aufstellen, dass jedes Wachsthum von Organismen in erster Linie und wesentlich aus dem Wachsthume ihrer Formtheilchen abgeleitet werden muss, und lehren uns ja die Pflanzen, die His auffallender Weise gar nicht in Vergleichung gezogen, aufs deutlichste, welche mannigfachen Formbildungen einzig und allein oder wesentlich in dieser Weise zu Stande kommen.

Speciell auf die Annahmen von His eingehend, so kann ich mehrere Praemissen desselben, die eine wichtige Rolle spielen, nicht anerkennen. Vor Allem kann ich nicht zugeben, dass das Blastoderma Anfangs das Maximum seiner Wachsthumsintensität im Centrum habe und dass dieselbe von da aus nach allen Seiten stetig abnehme. Denn es ist ja unleugbar, dass das Blastoderma gerade in den ersten Zeiten der Bebrütung in seinen Randtheilen ungemein rasch in der Fläche wächst, während die Area pellucida viel weniger schnell sich vergrössert. Auch mit Bezug auf die Dicke ergiebt die Beobachtung durchaus nicht ein ausschliessliches Ueberwiegen der Mitte, und ist ja das Entoderma am Rande, wo es den Keimwulst besitzt, viel dicker als im Centrum. Was ferner die Behauptung von His anlangt, dass keine localen Wucherungen vorkommen, die nicht auf Faltungen zurückführbar seien, so ist mir unbegreiflich, wie die Verdickungen des Hornblattes, welche bei der Bildung der Medullarplatte, der Linse und der Gehörgruben vorkommen, in anderer Weise könnten erklärt werden, denn durch die Annahme örtlicher eigenthümlicher Wachsthumserscheinungen. Ebenso entstehen die Axenplatte und die ersten Gefässanlagen im Mesoderma durch locale Zellenwucherungen.

Wenn ferner His Trennungen von Zellencomplexen, Differenzirungen von

Organen nur durch mechanische Momente erklären zu können glaubt, so muss ich, wie im Texte dieses §, auf Erscheinungen des Zellenlebens aufmerksam machen, die vollkommen zur Erklärung ausreichen. Wenn in einem Zellencomplexe gewisse Zellengruppen eine abweichende Form annehmen, so muss eine Schichtung oder Trennung in besondere Lagen oder Organe eintreten. So differenzirt sich nach der Furchung beim Hühnchen das äussere Keimblatt vom inneren Blatte einfach dadurch, dass alle oberflächlichen Zellen des Blastoderma cylindrisch werden, während die tieferen Zellen anfänglich noch rund bleiben. Und später, während das Mesoderma sich anlegt, und nachher, sondert sich das Entoderma durch die abgeplattete Gestalt seiner Elemente als eine besondere Lage ab. Oder es trennen sich Zellenlagen von anderen dadurch, dass sie in bestimmten Richtungen zu wachsen und sich zu vermehren aufhören, und an diesen Stellen durch Flüssigkeitsausscheidung von einander sich lösen, oder selbst besondere Umhüllungen oder Begrenzungsschichten erzeugen. In dieser Weise mag die Chorda von den Urwirbelplatten sich lösen, die letzteren in die Urwirbel zerfallen, die Seitenplatten sich spalten, das Medullarrohr, die Linse, die Gehörgruben sich abschnüren. Ein dritter Modus endlich ist der, wenn in einem Zellencomplexe besondere Elemente eine eigenthümliche Wachsthums- und Vermehrungsweise annehmen und hierdurch nach und nach eine Abgrenzung derselben von ihren Nachbarn entsteht, wie dies bei der Entstehung der Gefässanlagen im Mesoderma und bei der Muskelplatte der Fall ist. Selbstverständlich können die genannten Möglichkeiten auch in Combinationen vorkommen, wie bei der Trennung der Axenplatte und dem Zerfallen der Urwirbel in Muskelplatte und eigentliche Urwirbel.

Zum Beweise, dass diese Möglichkeiten nicht so ganz aus der Luft gegriffen sind, bringe ich nun noch die oben schon erwähnte Thatsache in Erinnerung, dass bei der Bildung der Extremitäten die Differenzirungen der ursprünglich gleichartigen inneren Zellenlagen derselben in Knorpel, Muskeln, Sehnen, Bänder, Gelenkkapseln in keiner anderen Weise erfolgen.

Endlich glaube ich gegenüber der His'schen Darstellung auch noch das betonen zu sollen, dass die Vergleichung des Blastoderma mit einer elastischen Platte denn doch sehr *cum grano salis* zu nehmen ist. Ich weiss zwar wohl, dass His ausdrücklich das Blastoderma mit etwas weichem oder mit befeuchtetem Papier vergleicht und auch noch besonders die Verschiebbarkeit und Weichheit der embryonalen Elemente hervorhebt. Nichtsdestoweniger wird durch seine Vergleiche mit Gummiröhren etc. und durch seine lebhafte Schilderung der Wirkungen mechanischer Momente bei der ersten Entwicklung der Gedanke erzeugt, dass es sich in der That um Theile mit grösserer und vollkommenerer Elasticität handle, und darf daher immerhin noch angedeutet werden, dass es wohl im ganzen Thierreiche kaum ein Gewebe giebt, dem weniger Elasticität zugeschrieben werden könnte, als der Keimhaut des Hühnereies.

Zum Schlusse möchte ich nun übrigens noch einmal bemerken, dass His und ich offenbar mehr nur in der Auffassung der Einzelvorgänge, als in den Grundanschauungen abweichen und dass wir im Wesentlichen übereinstimmen würden, wenn His sich entschliessen könnte, die Wachsthumsvorgänge der Organe mehr in den Vordergrund zu stellen.

In neuester Zeit ist nun noch ein Forscher mit der Darlegung seiner all-

gemeinen Anschauungen über die Entwicklungsvorgänge aufgetreten, nämlich Götte. Derselbe richtet sich in erster Linie gegen das Wachsthumsgesetz von His, läugnet eine Massenzunahme bei jungen Keimen, und lässt alle Formveränderungen durch Massenverschiebungen geschehen, welche wiederum von wiederholten Zellentheilungen abhängig gemacht werden. S. 556 u. flg.

Wir haben jedoch schon oben gesehen, dass gerade bei den Embryonen der Vögel, die His vor Allem im Auge hat, und auch bei den Säugern eine Massenzunahme des Keimes schon in der frühesten Zeit auftritt. Auch für die Batrachier, bei denen Götte jede Massenzunahme während der embryonalen Zeit läugnet, ist das Fehlen einer solchen nichts weniger als bewiesen. Es ist möglich, dass die Batrachiereier an Gewicht nicht zunehmen, wie Götte darthut, damit ist aber eine Volumenszunahme der Embryonen selbst nicht ausgeschlossen, und könnte diese in Folge einer Auflösung der als Nahrung verwertheten Dotterbestandtheile zu Stande kommen. Uebrigens liegt ja die Bedeutung der Theorie von His nicht darin, dass er die Formgestaltungen durch Massenzunahme gewisser Theile erklärt, sondern in dem Herbeiziehen mechanischer Momente, und ist es für die allgemeine Auffassung gleichgültig, ob man die mechanischen Vorgänge von gesetzmässig eintretenden Zellentheilungen ohne Wachsthum der betreffenden Theile abhängig macht, wie Götte, und als Zellenverschiebungen bezeichnet, oder dieselben durch das stärkere Wachsthum gewisser Theile erklärt. In beiden Fällen lässt die Theorie mechanische Momente bei der Formbildung eine Rolle spielen und bleibt die Erklärung für die an den Zellen ablaufenden Vorgänge schuldig, denn auch was Götte anlangt, so wird wohl kein Unbefangener finden können, dass es ihm gelungen sei, die Zellentheilungen von den Dottertheilungen an gesetzmässig zu begreifen.

Es ist übrigens, wie schon aus dem Texte dieses § hervorgeht, nicht meine Absicht, zu leugnen, dass Zellentheilungen und Verschiebungen bei den morphologischen Gestaltungen eine Rolle spielen, vielmehr bin auch ich der Ansicht, dass dieselben in manchen Fällen von Bedeutung sein können, nur erfordert jeder solche Fall einen genauen Nachweis dessen, was wirklich geschieht.

Auf Götte's sehr ausführliche Darlegung über das Formgesetz der Entwicklung, über Leben und Lebensbedingungen, die Bekanntes in einer Form wiedergeben, die nur schwer errathen lässt, was der Verfasser eigentlich meint, finde ich keine Veranlassung einzugehen, und erwähne ich nur noch den Standpunct dieses Autors mit Bezug auf die Keimblätter und die histiologischen Verhältnisse während der Entwicklung. Die Keimblätter anlangend, so ist es Götte's Verdienst, etwas ausgesprochen zu haben, das zwar seit Langem sich vorbereitet, aber doch noch nicht vollkommen zum Durchbruche gekommen war, »dass die Keimblätter weder für die Organe, noch für die Gewebe eine besondere einheitliche Bedeutung haben«, mit andern Worten, dass dieselben weder histiologische noch morphologische Primitivorgane sind. Zu den bekannten Thatsachen, auf Grund welcher dieser Satz ausgesprochen wird, kommt nach den Erfahrungen von Götte bei den Batrachiern auch die Entwicklung der Seitennerven aus dem Ectoderma, welche Aufstellung jedoch vorläufig kaum als eine gesicherte angesehen werden kann.

In histiologischer Beziehung vertheidigt Götte den Satz, dass die histiologisch ausgebildeten Zellen in vielen Fällen keine directen Nachkommen der Embryonalzellen, sondern Neubildungen seien. Für diese wichtige Aufstellung finde ich jedoch nirgends klare genügende Beweise, und muss ich nach meinen Erfahrungen gerade auch an Batrachiern, dieselbe unbedingt für falsch erklären. Ich halte nach wie vor an der Annahme fest, dass die Embryonalzellen direct in alle späteren Elemente übergehen, und hat Götte meines Erachtens zufolge Umbildungen dieser Zellen in gewissen Geweben anders gedeutet als sie zu deuten sind.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Zweiter Hauptabschnitt.

Von der Entwicklung der Organe und Systeme.

I. Entwicklung des Knochensystems.

§ 30.

Wirbelsäule, Rippen, Brustbein.

Wie wir in früheren §§ sahen, geht der Bildung der Wirbelsäule und des Skelettes überhaupt die Entstehung der Rückensaite oder der *Chorda dorsalis* voraus, eines im Allgemeinen spindelförmigen Stranges, welcher, in der Axe des Embryo gelegen, vorn im Kopfe zugespitzt endigt und am hinteren Ende so lange ohne scharfe Abgrenzung ausgeht, als die erste Anlage der Wirbelsäule noch nicht vollendet ist und sobald dies der Fall ist, ebenfalls spitz aufhört. Die *Chorda dorsalis* besteht ursprünglich aus einem einfachen Zellenstrange, in zweiter Linie erhält dieselbe eine structurlose Scheide, die eigentliche oder innere Chordascheide, die nach und nach etwas dicker wird und an einer ausgebildeten Chorda als ein glashelles, mässig dickes (von 2.6 μ bei einem menschlichen Embryo am Ende des 2. Monates, von 7 μ bei einem Schafsembryo von 13 mm) Umhüllungsgebilde erscheint, während das ganze Organ ebenfalls an Breite zunimmt und auch seine Elemente etwas sich vergrössern und zu polygonalen, allem Anscheine nach mit Membranen versehenen Zellen mit hellerem Inhalte sich umgestalten.

Entwicklung der Wirbelsäule.

Chorda dorsalis.

Man pflegt die *Chorda dorsalis* einen Knorpelstrang zu nennen, es ist jedoch nicht zu läugnen, dass das Gewebe derselben beim Menschen und bei Thieren dem Gewebe ausgebildeter Knorpel wenig ähnlich ist und daher die von mehreren Forschern (J. Müller, Schlossberger) geäusserte Ansicht, dass die Chorda nicht zum Knorpelgewebe zähle, eine gewisse Berechtigung besitzt. Ein Forscher (Mihalkovics)

hat die Chorda sogar vermuthungsweise zu dem Epithelialgewebe gestellt vor Allem aus dem Grunde, weil dieselbe aus dem Axenstrange hervorgeht, welchem man damals neben Elementen des Mesoderma, auch solche des Ectoderma zuschrieb. Wenn man jedoch weiss, dass die Chordazellen nach meinen Erfahrungen (Schwanzwirbelsäule der Ganoiden) bei Fischen (*Polypterus*, *Lepidosteus* u. a.) und nach denen von Gegenbaur (Wirbelsäule der Reptilien und Amphibien 1862) bei gewissen Amphibien und den Vögeln, was W. Schwarck (No. 226 S. 579), für die letztgenannten Thiere bestätigt hat, stellenweise in ächten hyalinen Knorpel sich umwandeln und bei einigen Fischen auch theilweise verkalken können und ferner erwägt, dass manche unzweifelhafte Knorpel im Baue der Chorda sehr nahe stehen, so erscheint die Ansicht doch berechtigt, dass dieses Organ zum Knorpelgewebe gehöre und zwar zu der Form, die ich zelligen Knorpel genannt habe. — Die Abstammung der Chorda vom Axenstrange und somit vom Ectoderma ist für diese Frage unerheblich, da nach meinen Erfahrungen das ganze mittlere Keimblatt vom Ectoderma abstammt und nicht daran zu denken ist, alle Gewebe, die in dieser frühen Zeit auf das äussere Keimblatt zurückzuführen sind, für Epithelialgewebe zu erklären.

Häutige Wirbelsäule.

Die *Chorda dorsalis* ist der Vorläufer der Wirbelsäule und bildet sich diese aus den zu beiden Seiten derselben gelegenen Urwirbeln in einer Weise hervor, die in einem früheren § (Seite 213—217) vom Hühnchen ausführlich dargestellt wurde. Es ergab sich, dass die tieferen und an das Rückenmark angrenzenden Theile der Urwirbel oder die eigentlichen Urwirbel in ihrer Hauptmasse zur Umhüllung der Chorda und des Rückenmarks verwendet werden und hierbei in Eine zu-

Häutige Wirbelsäule.

sammenhängende Masse verschmelzen, die den Namen der häutigen Wirbelsäule erhalten hat. An dieser ist 1) ein Axengebilde in Form eines dicken ungegliederten Stranges, der Vorläufer der Wirbelkörpersäule, zu unterscheiden, das in seiner ganzen Länge die *Chorda dorsalis* enthält und 2) unmittelbar mit demselben zusammenhängende häutige Ausläufer nach oben, die sogenannte *Membrana reuniens superior* oder die häutigen Wirbelbogen, welche eine vollständige Scheide um das Rückenmark darstellen, die nur da unterbrochen ist, wo in der Gegend der späteren *Foramina intervertebralia* die grossen Spinalganglien ihre Lage haben. — Was die Säugethiere anlangt, so war bis vor kurzem die allererste Entwicklung der Wirbelsäule derselben unbekannt, nun haben aber Hensen's und meine Erfahrungen auch nach dieser Seite Licht verbreitet und verweise ich auf die oben gegebenen Schilderungen über das erste Auftreten der Chorda (S. 271—278) und die Bildung der häutigen Wirbelsäule (S. 282), denen zufolge hier wesentlich die-

selben Erscheinungen vorhanden sind, wie bei den Vögeln. Demzufolge darf vermuthet werden, dass auch beim menschlichen Embryo, dessen früheste Zustände nicht bekannt sind, die Vorgänge der Hauptsache nach in derselben Weise ablaufen.

Knorpelige Wirbelsäule.

Nachdem die häutige Wirbelsäule eine kurze Zeit bestanden hat, wandelt sich dieselbe in die knorpelige Wirbelsäule um, in welcher zum ersten Male die Anlagen der bleibenden Wirbel als besondere Organe auftreten. Diese Umwandlung geschieht so, dass in dem die *Chorda dorsalis* umgebenden Axengebilde von Stelle zu Stelle durch histologische Differenzirung rings um die Chorda herum Knorpelgewebe auftritt, welches Gewebe dann auch eine Strecke weit in die häutigen Bogen hinein sich entwickelt. So entstehen wie aus Einem Gusse geformte zahlreiche Anlagen knorpeliger Wirbelkörper mit dazu gehörenden knorpeligen Wirbelbogen, welche letzteren jedoch anfangs an der Dorsalseite nicht vereinigt sind, sondern das Rückenmark in grosser Breite unbedeckt lassen. Bei den letzten Steissbeinwirbeln des Menschen (dem 33. 34. und 35. Wirbel) hat E. Rosenberg (l. i. c. S. 131) ein bilaterales Auftreten der ersten Knorpelanlagen beobachtet und vermuthet dieser Autor, dass auch bei den vorderen Wirbeln etwas ähnliches sich finde, da auch beim 30.—32. Wirbel bestimmte Andeutungen solcher Verhältnisse da waren (l. c. S. 121), in welcher Beziehung ich bemerke, dass ich bis dahin weder beim Hühnchen, noch beim Kaninchen von solchen Vorgängen etwas wahrzunehmen vermochte.

Der nicht zu den knorpeligen Wirbelanlagen sich umbildende Theil der häutigen Wirbelsäule gestaltet sich zu den *Ligamenta intervertebralia* und den übrigen Wirbelbändern, doch geht die Umwandlung in diese Theile zum Theil sehr langsam vor sich und erhält sich z. B. die ursprüngliche *Membrana reuniens superior* noch lange Zeit als Verschluss des Wirbelkanals. Beachtung verdient ferner, dass die Zwischenwirbelbänder anfangs den knorpeligen Wirbelkörpern im Baue sehr nahe stehen und auch später, wenn das Bindegewebe in ihnen schon entschiedener auftritt, neben demselben reichliches Knorpelgewebe entwickeln, Verhältnisse, die im Hinblicke auf die Wirbelsäulen der niederen Wirbelthiere nicht ohne Interesse sind.

Beziehungen der Urwirbel zu den knorpeligen Wirbeln.

Mit Hinsicht auf die Beziehungen der knorpeligen Wirbel zu den Urwirbeln so hat Remak beim Hühnchen gefunden, dass dieselben einander nicht entsprechen. Es geht nämlich bei den Vögeln nicht einfach jeder Urwirbel in einen knorpeligen Wirbel über, vielmehr gliedert sich die durch Verschmelzung der eigentlichen Urwirbel entstandene häutige Wirbelsäule bei ihrem Uebergange in das Knorpelstadium neu in der Art, dass die Grenzen der knorpeligen Wirbelkörper den mittleren Re-

gionen der früheren Urwirbel und umgekehrt entsprechen, so dass somit die *Ligamenta intervertebralia* aus den mittleren Theilen der früheren Urwirbel hervorgehen würden. Ganz dieselbe »Neugliederung« der Wirbelsäule findet sich nach meinen Untersuchungen auch beim Kaninchen und lässt sich daher vermuthen, dass dieselbe den Säugethieren überhaupt und auch dem Menschen zukommt.

Zeit der Verknorpelung.

Die Verknorpelung der Wirbelsäule beginnt beim Menschen im Anfange des 2. Monates und ist schon in der 6. — 7. Woche eine vollständige Säule von knorpeligen Körpern mit dünnen häutigen *Ligamenta intervertebralia* vorhanden. Hierbei bleibt die Chorda anfänglich noch erhalten, beginnt jedoch schon im Innern der Wirbelkörper zu verkümmern, während sie in den Zwischenbändern und den angrenzenden Theilen der knorpeligen Wirbel gut entwickelt ist, so dass sie nun auf Längsschnitten das perlschnurartige Ansehen zeigt, das die Figur 243 wiedergibt. In den Wirbelbogen schreitet die Verknorpelung langsam weiter und sind in der achten Woche die Bogen nicht mehr ausgeprägt, als die Fig. 244 zeigt, so dass das Rückenmark und die zwei Reihen Spinalganglien neben demselben um diese Zeit einfach von der *Membrana reuniens superior* bedeckt sind, welche als directe Fortsetzung des Perichondrium der Wirbelbogen erscheint. Im 3. Monate wachsen die knorpeligen Bogen, die dem Gesagten zufolge mit dem Wirbelkörper stets Ein Stück ausmachen, weiter gegen die obere Mittellinie, doch ist auch um diese Zeit der Wirbelkanal in der Lumbal- und Sacralgegend und ebenso in der Halsgegend noch ziemlich weit offen (Fig. 245), während am Rücken die Bogen schon zur Berührung gekommen sind. Im vierten Monate kommt dann die vollkommene Vereinigung der Bogen zu Stande und ist um diese Zeit der knorpelige Wirbel, dessen Ossification freilich

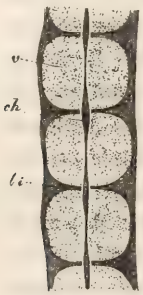


Fig. 243.

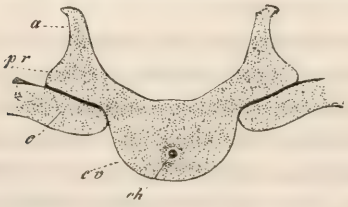


Fig. 244.

Fig. 243. Senkrechter frontaler Längsschnitt durch einige Brustwirbel eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in der Gegend der Chordareste, vergrössert. *v* knorpeliger Wirbelkörper; *li Ligamentum intervertebrale; ch* Anschwellung der Chorda zwischen zwei Wirbeln.

Fig. 244. Querschnitt durch einen Brustwirbel und 2 Rippenköpfchen eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo, vergrössert. *ch* Chorda; *cv* knorpeliger Wirbelkörper; *pr* Querfortsatz; *a* Wirbelbogen; *c* Rippe.

schon begonnen hat, vollkommen ausgebildet und im Wesentlichen mit allen den Theilen versehen, die der spätere knöcherne Wirbel besitzt.

Nach dem eben dargelegten Plane nun entwickelt sich beim Menschen die grosse Mehrzahl der Wirbel. Eine Ausnahme bilden die Steissbeinwirbel, deren Maximalzahl, wenn das Sacrum mit dem 29. Wirbel endigt, nach E. Rosenberg 6 beträgt, indem bei denselben die Bogentheile entweder gar nicht oder nur sehr unvollkommen sich ausbilden. Dagegen enthalten die Wirbelkörper, mit Ausnahme des 35. Wirbels (Rosenberg), wenn sie ausgebildet sind, in ihrem Innern, ebenso wie die andern Wirbelkörper, anfangs noch die *Chorda dorsalis*. Eigenthümlich ist dagegen wiederum den Steissbeinwirbeln, dass die letzten derselben (der 33.—35. Wirbel) im knorpeligen Zustande mit den Seitentheilen untereinander verschmelzen können (E. Rosenberg), welche Verschmelzung bei den Sacralwirbeln im knorpeligen Zustande typisch vorkommt und in der Regel 5 Wirbel (den 25.—29.) betrifft, aber bis zum 30. und 31. reichen kann (E. Rosenberg).

Steissbein. Kreuzbein.

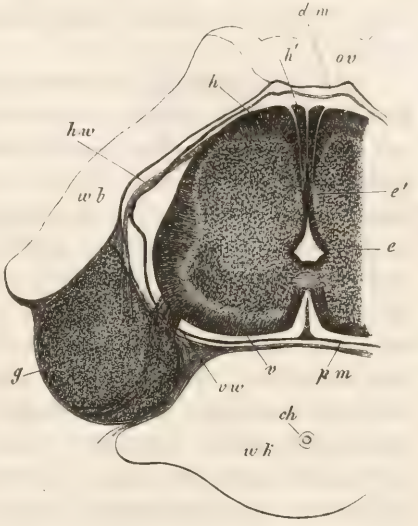


Fig. 245.

Mehr abweichend ist die Bildungsgeschichte des ersten Halswirbels, von welchem Rathke schon vor längerer Zeit (No. 14) gezeigt hat, dass sein Körper im Zahne des Epistropheus zu suchen ist, eine Annahme, die eine weitere Bestätigung darin fand, dass Rathke bei den Schildkröten die Chorda auch im *Os odontoideum* und im *Ligamentum suspensorium dentis* nachwies (No. 14 a), was zuerst H. Müller (l. i. c.) und später auch Robin und Hasse (ll. i. cc.) für die Säugethiere und den Menschen bestätigten. Diesem zufolge betrachten die meisten Autoren

Atlas.

Fig. 245. Querschnitt durch einen Halswirbel und das Mark eines 9—10 Wochen alten menschlichen Embryo, 35mal vergrössert. Höhe des Markes $1^1/_2$ mm, Breite 2—$2^1/_4$ mm, *e* Epithel des Centralkanals; *e'* in Obliteration begriffener hinterer Theil desselben; *v* Vorderstrang; *h* Hinterstrang; *h'* Keilstrang desselben; *v w* vordere Wurzel; *h w* hintere Wurzel; *g Ganglion spinale*; *p m Pia mater*; *d m Dura mater*; der Wirbelanlage noch dicht anliegend; *w k* Wirbelkörper; *c h* Chordarest; *w b* Wirbelbogen knorpelig; *o v* Rest der *Membrana reuniens superior*.

den Zahn allein als Körper des Atlas, während andere und vor Allem Hasse auch den *Arcus anterior* und das *Ligamentum transversum* zu demselben zählen, vor allem darauf gestützt, dass bei der ersten Anlage diese Theile nicht scharf von einander geschieden sind (Hasse l. i. c. Fig. 4).

Verknöcherung der Wirbelsäule.

Die Verknöcherung der Wirbelsäule beginnt am Ende des zweiten Monates und zwar ossificiren die Wirbel im Allgemeinen von drei Puncten aus, je Einem in den Bogen und Einem im Körper von denen die ersteren früher entstehen (in der 7. Woche) als der letztere. Der letztere Knochenpunct bildet sich in den letzten Rückenwirbeln zuerst, um von da nach beiden Seiten fortzuschreiten und tritt in der Nähe der *Chorda dorsalis* und zwar erst hinter derselben auf (Robin), um dann bald die Chorda zu umschliessen. Gleichzeitig mit diesem Ossificationspuncte, der nach Schwegel und Rombaud und Renault aus zwei getrennten Stücken sich entwickelt, bemerkt man auch Blutgefässe im Knorpel, welche vom Perichondrium aus eindringen und sich schon vor der Verknöcherung zu bilden scheinen. Sehr bald wird nun durch den grösser werdenden Ossificationspunct die Chorda ganz verdrängt, so dass man im Innern der Wirbelkörper später nichts mehr als einen Kalk- oder Knochenpunct oder durch Auflösung von jungem Knochengewebe gebildete Markräume findet. Aehnliche Knochenpuncte treten früher als in den Wirbelkörpern in den Bogen auf und zwar an der Stelle, wo der Bogen mit dem Körper zusammenhängt, und von diesen drei Knochenpuncten aus entwickelt sich dann die Hauptmasse des Wirbels. Ziemlich rasch wuchern nämlich diese Ossificationspuncte weiter, erreichen im vierten oder fünften Monate die Oberfläche des Knorpels und kommen auch einander immer näher. So entstehen schliesslich knöcherne Wirbel, welche aus drei Stücken zusammengesetzt sind, einem Körper, der etwas kleiner ist als das, was in der Osteologie Wirbelkörper heisst, und zwei Bogenstücken, welche ausser den Quer- und Gelenkfortsätzen auch die Seitentheile der Wirbelkörper bilden, die die Rippengelenkflächen tragen. Bogen und Körper sind durch dünne Knorpelplatten verbunden und zwischen den Bogen selbst befindet sich eine dickere Knorpelmasse, welche nach und nach in einen knorpeligen Dorn auswächst. Dieser mittlere Knorpel der Bogen ist in der primitiven Anlage der Wirbel nicht mit enthalten und entsteht nicht durch histologische Umwandlung der *Membrana reuniens superior* in Knorpel, sondern durch Wachsthum und spätere Verschmelzung der ursprünglichen knorpeligen Bogenhälften. — Die Vereinigung der drei Theile des knöchernen Wirbels beginnt an den Bogen während des ersten Lebensjahres, so dass man im zweiten Jahre die knöchernen Dornen in der Bildung begriffen findet. Etwas später,

zwischen dem dritten und achten Jahre vereinigt sich dann auch der Körper mit den Bogen.

Ossification von Atlas und Epistropheus.

Wie bei der ersten Bildung so verhalten sich der Atlas und der Epistropheus auch bei der Verknöcherung abweichend. Der Atlas verknöchert von drei Puncten aus, von denen zwei die Stelle der Bogen einnehmen und ebensofrühe wie bei den andern Wirbeln entstehen, der dritte im *Arcus anterior* auftritt und einem Theile des Wirbelkörperkernes der anderen Wirbel gleichwerthig erachtet werden darf. Nach Robin ist dieser Kern, der im Laufe des ersten Jahres sich bildet, doppelt oder selbst jederseits aus zwei Stücken gebildet, was sicherlich nicht für alle Fälle gilt. Die knöchernen Bogen vereinen sich im 3. Jahre und bildet sich vorher manchmal ein besonderer Kern im Dorn. Ihre Verschmelzung mit dem vorderen Stücke fällt dagegen ins 5. bis 6. Jahr. Der Epistropheus hat die drei Kerne der anderen Wirbel und ausserdem noch einen vierten im Zahne, der den Haupttheil des Wirbelkörpers des Atlas darstellt. Die Kerne im Körper und im Zahne, von denen der letztere nach den einen doppelt, nach Robin zweigelappt auftritt, entstehen im 4. und 5. Fötalmonate und verschmelzen erst im 6. und 7. Jahre vollständig auch im Innern, wobei es zur Bildung einer unvollkommenen Ossification im Zwischenknorpel kommen kann, welche, wie ein ähnlicher nicht beständiger Kern in der bis zum 6. Jahre knorpelig bleibenden Spitze des Zahnes, den Epiphysenplatten der anderen Wirbel sich vergleichen lässt.

Os sacrum.

Das Kreuzbein entwickelt sich aus 5 Wirbeln, welche alle aus denselben drei Stücken hervorgehen, wie die übrigen Wirbel, zu denen dann bei den ersten 3 oder (Quain, Gegenbaur) 4 Wirbeln im 6.—8. Fötalmonate noch accessorische, Rippen homologe Stücke hinzukommen, die am vorderen Theile des seitlichen breiten Anhanges ihren Sitz haben. Die Vereinigung der 3 Haupttheile dieser Wirbel findet von unten nach oben fortschreitend im 2.—6. Jahre statt und etwas später die der seitlichen Kerne der oberen Wirbel, von denen ebenfalls die unteren am frühesten verschmelzen.

Die Verschmelzung aller Kreuzbeinwirbel untereinander, die anfangs durch dünne *Ligamenta intervertebralia* geschieden sind, beginnt im 18. Jahre von unten nach oben fortschreitend, so dass die Vereinigung der ersten zwei Wirbel meist erst nach dem 25. Jahre statt hat. Vorher erhalten jedoch alle Kreuzbeinwirbel nach der Pubertät knöcherne Epiphysenscheiben wie die anderen Wirbel, zu welchen Knochenkernen sich dann noch im 18.—20. Jahre je zwei seitliche Platten, eine obere an der *Superficies auricularis* und eine untere neben den zwei letzten Wirbeln gesellen, die um das 25. Jahr mit dem Hauptknochen sich verbinden.

Os coccygis. Von den 4 typischen Steissbeinwirbeln hat jeder Einen Knochenkern, der im ersten Wirbel meist noch vor der Geburt, im zweiten zwischen dem 5. und 10. Jahre, im dritten etwas früher und im vierten nach der Pubertät entsteht. Die Verschmelzung der drei unteren Wirbel untereinander fällt in das 3. oder 4. Decennium und die Verbindung dieser mit dem ersten Wirbel und dem Sacrum in noch spätere Zeiten.

Accessorische Knochenpuncte der Wirbel. Zu den drei Knochenpuncten nun, welche die Hauptmasse der Wirbel darstellen, gesellen sich in späteren Jahren noch viele accessorische. Dieselben finden sich 1) an den Spitzen aller Dornfortsätze, 2) an den Spitzen aller Querfortsätze, in beiden Fällen einfach oder doppelt. 3) an den *Processus mammillares* der Lendenwirbel, 4) vereinzelt an den Gelenkfortsätzen, 5) als Rippen homologe Theile an den vorderen Schenkeln der Querfortsätze der Halswirbel in einzelnen Fällen und zwar vor Allem am 7., aber auch am 2. 5. und 6. Wirbel und 6) an den Endflächen der Wirbelkörper in Gestalt der sogenannten Epiphysenplatten. Alle diese Kerne erscheinen im Allgemeinen spät, vom 8. bis zum 15. Jahre nach Schwegel (l. i. c.) und verschmelzen erst um das 25. Jahr bei der Vollendung des Wachsthums mit der Hauptmasse der Wirbel.

Ligamenta intervertebralia. Nun noch einige Bemerkungen über die *Ligamenta intervertebralia*.

Chordareste in den *Lig. intervertebralia.* Während in den Körpern der Wirbel die Chorda sehr frühe verschwindet, sobald die Ossificationspuncte auftreten, findet sich in den *Lig. intervertebralia* gerade das Gegentheil. Wie oben bemerkt wurde, ist schon im zweiten Monate die Chorda in den Zwischenwirbelbändern stärker entwickelt und bei weiterer Verfolgung zeigt sich, dass dieser Chordarest mit der Wirbelsäule fortwuchert. Bei Neugeborenen gewahrt man in jedem *Ligamentum intervertebrale* eine mittlere platte Höhle von runder oder querovaler Gestalt, deren Breite da, wo sie am entwickeltesten ist, ungefähr der Hälfte der Breite des Bandes gleichkommt. Diese Höhle ist von einer weichen schleimigen Masse oder Gallerte erfüllt, die einem guten Theile nach aus gewucherten Chordaelementen besteht und als zweiten Bestandtheil erweichte Theile des *Lig. intervertebrale* selbst zeigt. Die Chordareste stellen sich als zahlreiche, isolirte, vielgestaltige und sehr verschieden grosse Zellenhaufen von 0,027—0,54 mm Durchmesser dar, deren kernhaltige Elemente durch das Vorkommen zahlreicher flüssigkeithaltiger Vacuolen von 10—27 μ Grösse im Mittel sich auszeichnen. Umgeben sind diese bald gedrängter, bald lockerer stehenden Haufen von einer hellen, streifigen Zwischensubstanz mit runden und sternförmigen Zellen, die stellenweise mehr weichem Knorpel, stellenweise gallertiger Bindesubstanz ähnlich ist und ohne Grenze in einen festeren Knorpel übergeht, der die inneren Theile der Ligamente bildet.

Untersucht man diese eigenthümliche Gallerte auf sagittalen oder frontalen Längsschnitten, so ergibt sich dass dieselbe in einer von oben nach unten abgeplatteten Höhle enthalten ist, von welcher aus enge theils leere, theils spärliche Chordareste enthaltende Kanäle in die angrenzenden knorpeligen Wirbelenden sich erstrecken, welche die Figur 246 von einem grossen Embryo eines Schafes wiedergibt, wo dieselben im Knorpel Erweiterungen zeigen, die beim Menschen fehlen.

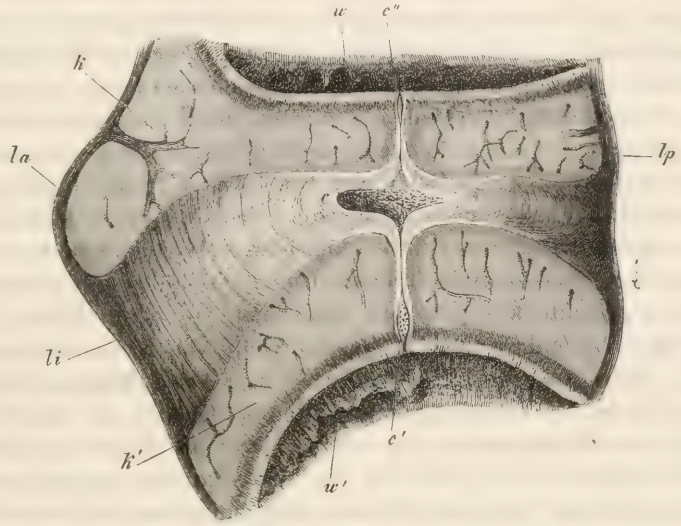


Fig. 246.

Dass die erwähnten Zellenhaufen mit Vacuolen Chordareste sind, ist durch die Verfolgung jüngerer und älterer Embryonen leicht nachzuweisen, indem bei allen Säugethieren die Chordazellen nach und nach mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume entwickeln und später die Masse der Chorda durch den einwachsenden Knorpel der Ligamente in einzelne Stränge und Klumpen zerlegt wird, doch dauert es, wie in der Anmerkung weiter belegt werden wird, oft lange, bevor diese Zerklüftung der Chorda eintritt.

Dem Gesagten zufolge ist, wie schon in der ersten Auflage dieses Werkes gezeigt wurde, die *Chorda dorsalis* keineswegs ein so vergängliches Gebilde, wie allgemein angenommen wurde. Ja noch mehr. Die

Fig. 246. *Ligamentum intervertebrale* der Brustwirbelsäule eines grossen Schafsembryo (Länge des Kopfes 10 cm) im Sagittalschnitte 8mal vergr. *la Lig. longitudinale anterius*; *lp Lig. long. posterius*; *li Lig. intervertebrale*; *kk'* Endknorpel der Wirbel; *w* oberer Wirbel; *w'* unterer Wirbel; *c* Chordaverbreiterung im Ligament; *c'*, *c''* Anschwellung der Chorda im Wirbelendknorpel.

Chordazellenhaufen sind in den Zwischenwirbelbändern des Erwachsenen auch noch da und in der centralen weichen Pulpa derselben stets in Menge und wesentlich in derselben Weise wie bei Neugeborenen zu finden.

Aber nicht nur in den *Lig. intervertebralia* sondern auch in den knorpeligen Theilen der Wirbelsäule erhält sich die Chorda länger, als man früher geahnt hat und ist es das Verdienst von Heinrich Müller gezeigt zu haben, dass die lange knorpelig bleibenden Theile, wie das Steissbein, der Zahn des Drehers und die Schädelbasis noch bei der Geburt und darüber hinaus Chordareste enthalten. Nach meinen Erfahrungen ist dies jedoch nicht so zu verstehen, als ob die Chorda in den knorpeligen Theilen sich gut erhielte. Wenigstens finde ich für das Steissbein das Gegentheil. Bei einem Neugeborenen enthielten die *Ligamenta intervertebralia* des Steissbeins Höhlungen von 0,37—1,28 mm Durchmesser, die theils mit gut erhaltenen Chordaresten, theils mit erweichtem Knorpel erfüllt waren; dagegen war in den knorpeligen Wirbeln jede Spur einer Chordagallerte verschwunden und die frühere Stelle derselben nur durch besonders gestellte Knorpelzellen bezeichnet, in deren Mitte oft eine feinfaserige, zellenlose oder zellenarme Stelle von Grundsubstanz sich befand. Aehnliches fand ich bei einem Kinde von 6 Monaten und hatte hier in den letzten Zwischenbändern die Chordahöhle mit der Chordagallerte einen Durchmesser von 0,28—1,28 mm. In den knorpeligen Wirbeln fand sich in der Nähe der *Lig. intervertebralia* an der Stelle der Chorda ein kleiner Kern von Knorpelzellen, umgeben von einem Ringe von Grundsubstanz, die in verschiedenen Graden faserig erschien. In der Mitte der Wirbel dagegen fehlten im Centrum die Zellen und wurden durch einen kleinen Kern faseriger Grundsubstanz ersetzt.

Ich wende mich nun zur Entwicklung der Rippen und des Brustbeins.

Rippen. Die Rippen sind Producte der Urwirbel oder der primitiven häutigen Wirbelsäule, welche, wie bereits früher angegeben wurde, in noch weichem Zustande gleichzeitig mit der Muskelplatte und den Spinalnerven, von denen die erstere ebenfalls aus den Urwirbeln sich entwickelt, in die ursprüngliche Bauchwand hineinwachsen. Gleichzeitig mit den Wirbeln verknorpeln im 2. Monate auch diese Fortsätze der Axe und entstehen die Anlagen der knorpeligen Rippen, welche jedoch von Anfang an von den Wirbeln abgegliedert und durch eine weiche Bandmasse mit denselben verbunden sind, welche nichts anderes ist als ein Ueberrest des Blastems der häutigen Wirbelfortsätze. Die knorpeligen Rippenanlagen sind kurze Stäbchen, welche in dem hinteren Theile der seitlichen Leibeswandungen ihre Lage haben und einmal gebildet langsam in der

ursprünglichen Bauchwand oder der *Membrana reuniens inferior* immer weiter gegen die vordere Mittellinie zu wachsen, wobei die oberen Rippen nach Rathke's Schilderung (Müller's Arch. 1838 S. 365) beim Schweine ein besonderes Verhalten zeigen. Es vereinigen sich nämlich die 7 Rippen einer Seite, bevor sie die vordere Brustgegend erreicht haben, mit ihren vorderen Enden alle mit einander zur Darstellung eines länglichen Knorpelstreifens, und diese zwei Streifen sind nichts anderes als die knorpeligen Brustbeinhälften, die erst später zur Vereinigung kommen. Die ganze Masse der sieben Rippen mit der sie vereinenden Knorpelplatte wuchert nämlich immer weiter in der ursprünglichen Bauchwand gegen die vordere Mittellinie zu, bis endlich die Brustbeinhälften zur Vereinigung gelangen, welche zunächst oben zu Stande kommt und von hier aus nach unten fortschreitet, so dass zuletzt alle 14 Rippen durch eine einzige Knorpelplatte miteinander zusammenhängen und das knorpelige Brustbein angelegt ist, welches dann nachträglich noch seinen *Processus ensiformis* entwickelt. Diese Entwicklungsweise des Brustbeins, die Rathke auch beim Hühnchen auffand, erklärt jene bekannten Missbildungen, welche man mit dem Namen der Brustbeinspalten (*Fissurae sterni*) bezeichnet. Es sind dies Fälle, in denen die Brustbeinhälften nicht ganz zur Vereinigung gelangen, sondern grössere oder kleinere Lücken als Ueberreste der ursprünglichen grossen Lücke zwischen den Rippen vorkommen und in der Mitte der Brust nur die Haut als Bedeckung sich findet.

Nach den Untersuchungen von E. Rosenberg (l. c.) entwickeln beim menschlichen Embryo auch die Lendenwirbel knorpelige Rippenrudimente, die später mit den Querfortsätzen verschmelzen und in den vorderen Theil derselben übergehen. Die beim Menschen nicht selten vorkommende 13. Rippe am 20. Wirbel ist eine weitere Entwicklung der ersten dieser Lumbalrippen.

Ossification des Brustbeins.

Die Verknöcherung des knorpeligen Brustbeines beginnt ziemlich spät, d. h. vom 6. Fötalmonate an, indem sich meist Ein Knochenpunct im Manubrium, eine gewisse wechselnde Zahl von solchen (4—13 nach Schwegel), die häufig paarweise in 3—4 Querreihen stehen, im Körper und dann gewöhnlich noch ein Punct im späteren *Processus ensiformis* bildet. Später beim reifen Embryo und im ersten Jahre verschmelzen die einzelnen Puncte des Körpers zu drei bis vier grösseren Stücken, welche vom 4. Jahre an auch noch von unten nach oben so miteinander sich verbinden, dass der Knochen nur noch die bekannten drei Stücke zeigt, deren weitere Verhältnisse uns nicht berühren.

Ossification der Rippen.

Die Rippen verknöchern sehr früh schon im zweiten Monate jede mit Einem Knochenkerne, der sich rasch nach beiden Seiten ausbreitet,

so dass dieselben schon im dritten Monate eine erhebliche Länge haben. Wie andere Röhrenknochen wachsen dann die Rippen theils auf Kosten des Knorpelrestes — von dem übrigens ein Theil zu den bleibenden Rippenknorpeln sich gestaltet — theils vom Perichondrium aus weiter, bis endlich in später Zeit (vom 8.—14. Jahre nach Schwegel) in den Knorpeln der Köpfchen und Höcker Epiphysenkerne sich bilden, die zwischen dem 14.—18.—25. Jahre mit der Diaphyse verschmelzen.

Anmerkung. In Betreff der Entwicklung der Wirbelsäule des Menschen vergleiche man besonders die in allgemeiner Beziehung wichtige Arbeit von E. Rosenberg (l. i. c.), aus welcher hier nur Einiges hervorgehoben werden kann. Die Lendenwirbel (20. — 24. Wirbel) lassen sich ansehen als Brustwirbel mit verkümmerten Rippen, die mit den Querfortsätzen verschmelzen. Bei der Entwicklung des Kreuzbeins macht sich ein Umbildungsprocess geltend, der mehr Wirbel betrifft, als in den einzelnen Entwicklungsstadien im Sacrum enthalten sind. So besteht das Sacrum zuerst aus dem 26. —30. ja selbst 31. Wirbel. Während dann aber am proximalen Ende der 25. Wirbel in den Knochen aufgenommen wird, gibt derselbe am distalen Ende den 31. und 30. ab, die zu Caudalwirbeln werden. Fasst man die Gesammtgeschichte des Sacrum ins Auge, so kann dasselbe als ein aus Lumbalwirbeln entstandener Wirbelcomplex definirt werden, der zum Ilium Beziehungen besessen hat und noch besitzt, während die Caudalwirbel aus Elementen bestehen, die solche Beziehungen nie besessen oder ganz aufgegeben haben. Im Grossen und Ganzen macht sich nach E. Rosenberg in der Wirbelsäulengliederung der Säuger eine proximalwärts fortschreitende Umformung geltend, in der Art, dass die auf einer bestimmten Entwicklungsstufe letzten Wirbel der verschiedenen Regionen auf einer weiteren Entwicklungsstufe zu den ersten der distalwärts folgenden Region werden und die Caudalregion an ihrem Ende Wirbel verliert. So sind bei *Nycticebus tardigradus* der 32. — 37. Wirbel Sacralwirbel, der 24. — 31. Lumbalwirbel, der 8. — 23. Brustwirbel, bei *Cebus spec.* dagegen treffen dieselben Regionen auf den 28. — 30.; 22. —27.; 8. —21. und beim Menschen auf den 25. —29.; 20. —24.; 8. —19. Mit dieser Umformung geht natürlich auch ein proximalwärts fortschreitendes Vorrücken der hinteren Extremität resp. des Ilium Hand in Hand, welches nicht nur durch Vergleichung der Reihe der höheren Säuger sich ergibt, sondern auch beim menschlichen Embryo direct sich nachweisen lässt, indem bei diesem das Ilium erst mit dem 26. —28. Wirbel und dann mit dem 25. —27. in Verbindung steht und seine Vereinigung mit dem 28. Wirbel aufgibt.

Von Interesse sind auch die Angaben E. Rosenberg's über das hintere Chordaende menschlicher Embryonen, das vor ihm von Niemand untersucht worden war. Aus seinen Mittheilungen und Abbildungen (Taf. III Fig. 2. 4. 10, 14) geht hervor, dass die Chorda, nachdem die Caudalwirbel knorpelig angelegt sind, über diese hinausreicht und in einem weichen ungegliederten Endfortsatze der Wirbelsäule gerade oder aufgeknäuelt endet, indem dieselbe nahezu ebenso weit sich erstreckt, wie das Medullarrohr.

In Betreff der letzten beim Menschen möglicherweise vorkommenden Wirbel, dem 33.—35., sicher dem 34.—35. nimmt E. Rosenberg an, dass

denselben keine Urwirbel vorhergehen, doch vermisse ich eine nähere Begründung dieses Satzes. Nach meinen Wahrnehmungen beim Kaninchen und Hühnchen zerfällt bei diesen Geschöpfen auch das letzte Ende des die Chorda umgebenden Blastems in Urwirbel, bevor knorpelige Wirbel auftreten und so hat auch Remak dies abgebildet.

Ich theile hier noch eine Reihe Einzelheiten über die Chorda und Wirbelbildung der Vögel und Säugethiere mit und knüpfe an dieselben kritische Bemerkungen.

a) Chorda und Wirbelbildung der Vögel.

Chorda der Vögel.

Die Chorda des Hühnchens entbehrt einer structurlosen Scheide, welche man bis jetzt ziemlich allgemein mit Ausnahme von Dursy an derselben angenommen hat, und rührt ihre in späteren Zeiten scharfe äussere Begrenzung nur von ihren oberflächlichsten Zellen her. Ausserdem wird von der Zeit an, wo die Wirbel knorpelig geworden sind, eine scheinbare Hülle derselben dadurch erzeugt (Fig. 247), dass der an die Chorda angrenzende Knorpel ausnahmslos in einer dünnen Zone zellenfrei ist (M. Vergl. Schwarck No. 226). Die Substanz der Chorda besteht zu jeder Zeit aus einem zusammenhängenden Zellenstrange ohne Spur einer Höhlung im Innern und füllt auch den sie aufnehmenden Canal der häutigen und knorpeligen Wirbelsäule stets vollkommen aus. Anfangs ganz gleichmässig mit Protoplasma erfüllt, entwickeln die Chordazellen am Ende des dritten und am 4. Brüttage eine klare Flüssigkeit im Innern, so dass bald der Rest des ursprünglichen Zelleninhaltes sammt dem rundlichen kleinen Kerne an die mittlerweile sich entwickelnde Zellmembran gedrängt wird, und das Gewebe den Anschein eines Netzes sternförmiger Zellen gewinnt, die zwischen sich Flüssigkeit enthalten, etwa wie beim embryonalen Schmelzorgane. Doch ist dies nur Schein und besteht auch beim Hühnchen die Chordagallerte, wie man das Gewebe nun nennen kann, aus wirklichen, rundlich polygonalen, serumhaltigen Zellen, die in der Richtung von vorn nach hinten etwas abgeplattet sind. Eine Ausnahme machen nur die oberflächlichsten Zellenlagen, welche mehr auf der Stufe der ursprünglichen Elemente verharren und auch kleiner bleiben, ohne jedoch eine epithelähnliche Schicht zu erzeugen, wie sie bei den Chorden niederer Wirbelthiere gefunden wird.

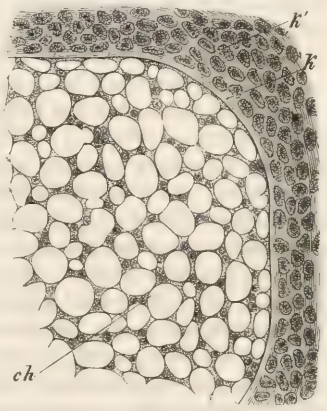


Fig. 247.

Die Schilderung der Chorda im Schädel auf den nächsten § versparend erwähne ich hier nur ihr Verhalten am Rumpfe. In diesem wächst die Chorda

Fig. 247. Ein Theil des Querschnittes der Chorda aus einem Brustwirbel eines Hühnerembryo von 5,5 cm Länge (von circa 14 Tagen). Vergr. 231 mal. *k'* Knorpel des Wirbelkörpers; *k* heller, denselben nach innen begrenzender Saum; *ch* Chordasubstanz.

in die Länge, so lange als die Urwirbel noch nicht alle angelegt sind, wogegen ihr Dickenwachsthum viel länger anhält und erst dann ihr Ende erreicht, wenn die knorpeligen Wirbel eine gewisse Entwicklung erlangt haben. Ersteres anlangend so ist, wie bereits früher auseinandergesetzt wurde, die Chorda, so lange als der Rumpf noch Urwirbel ansetzt, hinten ohne scharfe Begrenzung und läuft, gemeinschaftlich mit der Medullarplatte und den Urwirbelplatten, in den Axenstreifen oder Primitivstreifen aus, um, während derselbe in die Länge wächst, immer neu aus demselben sich heraus zu differenziren. Erst am 5. Tage, zu welcher Zeit die Bildung neuer Urwirbel aufgehört hat, fand ich die Chorda mit einem feinen abgerundeten Ende von 60 μ Dicke, welches genau unter dem ebenfalls abgerundeten, blinden, 0,11 mm hohen, mit einem Lumen von 0,08 mm versehenen Ende des Medullarrohres seine Lage hatte. Und was die Dicke anlangt, so erreicht die Chorda nach und nach von 0,1 mm, die sie am 3. und 4. Tage im Mittel misst, bis zu 0,24—0,30 mm, welchen Durchmesser sie am 10.—12. Tage erreicht. Mit der nun beginnenden Ossification erleidet auch die Chorda grosse Umgestaltungen, die z. Th. schon früher beginnen und weiter unten zur Besprechung kommen sollen.

Häutige Wirbelsäule.

Die vollständige Umwachsung der Chorda durch die eigentlichen Urwirbel findet beim Hühnchen am Ende des 3. und am 4. Tage statt. Die so entstandene häutige Wirbelsäule bildet, wie wir oben schon sahen, dadurch, dass die Urwirbel zugleich auch der Länge nach mit einander verschmelzen, ein Ganzes, das wie ein Rohr die Chorda umgibt (äussere Chordascheide) und mit oberen Ausläufern, der *Membrana reuniens superior*, auch das Rückenmark umschliesst, welche Membran jedoch da grosse Lücken hat, wo die grossen *Ganglia spinalia* liegen. An dieser häutigen Wirbelsäule erkennt man die Grenzen der früheren Urwirbel noch an zwei Merkmalen und zwar erstens an den Muskelplatten und zweitens an den paarigen ungemein regelmässig gelagerten *Arteriae intervertebrales*, wie ich die Arterien heissen will, die als Vorläufer der späteren *Intercostales*, *Lumbales* u. s. w. schon in früher Zeit auftreten. Ausserdem machen sich auch die *Ganglia spinalia* sehr bemerklich, die ungefähr die vorderen zwei Drittheile der früheren Urwirbelgegenden einnehmen und dicht hinter den Intervertebralarterien liegen.

Knorpelige Wirbelsäule.

Nachdem die häutige Wirbelsäule eine kurze Zeit bestanden hat, beginnt schon am 4. Tage ihre Verknorpelung. Als erste Spur derselben bemerkt man schon am 4. Tage in der äusseren Chordascheide regelmässig aufeinander folgende hellere und dunklere Stellen, von welchen die letzteren in der Mitte der früheren Wirbel gelegen sind, während die ersteren den aneinandergrenzenden Theilen je zweier Wirbel entsprechen. Mit der Zeit werden diese Unterschiede immer bestimmter, während zugleich die dunkleren Stellen auf schmale Ringe sich zusammenziehen und nun erkennt man die helleren Stellen als die Anlagen der knorpeligen Wirbelkörper und die dunkleren Zonen als die in Bildung begriffenen eigenthümlichen Zwischenwirbelbänder der Vögel. Frägt man nach den bei der Bildung der Wirbel maassgebenden Erscheinungen, so ergibt sich dass dieselben histologische sind. Von Stelle zu Stelle differenzirt sich ein Theil der die äussere Chordascheide bildenden indifferenten Zellen durch Bildung einer homogenen Zwischensubstanz und indem sie an Umfang zunehmen in Knorpelgewebe, während bei einem anderen Theile diese Umbildung ausbleibt und die Elemente eher kleiner und dichter gedrängt erscheinen. Der Grund dieser verschiedenen Entwicklung ursprünglich gleicher

Zellenmassen wird kaum in etwas anderem als in den Ernährungsvorgängen zu suchen sein und möchte in dieser Beziehung besondere Beachtung verdienen, dass ganz regelmässig in der ganzen Länge der Wirbelsäule paarige Arterien in der Gegend der späteren knorpeligen Wirbelkörper verlaufen, die von mir sogenannten *Art. intervertebrales*. Sollte es zu gewagt sein anzunehmen, dass diese Arterien die Bildung einer reichlicheren Zwischensubstanz in den Gegenden, wo sie verlaufen, bedingen, womit eben das Auftreten einer gleichen Zahl von knorpeligen Stücken gegeben wäre? Auf jeden Fall aber erscheint mir diese Auffassung berechtigter als die von His, welcher (S. 179) der Ansicht ist, dass die Muskeln der Wirbelanlagen durch die jeweilige Verschiebung der Wirbelsegmente gegeneinander eine allgemeine Verknorpelung unmöglich machen, denn es bildet sich der Unterschied der knorpeligen Wirbel und der *Lig. intervertebralia* lange vor der Zeit aus, in der die Muskeln ihre Thätigkeit beginnen.

Gleichzeitig mit den knorpeligen Wirbeln entstehen auch die knorpeligen Bogen in ihren ersten Anlagen, welche von Anfang an mit den Wirbelkörpern eins sind, jedoch das Mark nicht umschliessen.

Vergleicht man die Beziehungen der bleibenden Wirbel zu den Urwirbeln, so ergeben sich eigenthümliche Verhältnisse, die Remak mit dem Namen »Neugliederung der Wirbelsäule« bezeichnet hat. Da jedoch die Urwirbel keine Wirbelsäule darstellen und es überhaupt nur Eine Wirbelsäule gibt, so ist der erwähnte Name sehr unzweckmässig gewählt und nur geeignet zu Schwierigkeiten Veranlassung zu geben, wo keine sind und nehme ich daher, wie His, nur Eine Gliederung der Wirbelsäule an. Das Richtige, das Remak vorgeschwebt hat und wofür die Wissenschaft eine Erklärung zu geben hat, ist das, dass am embryonalen Körper zweierlei Segmentirungen oder Metamerenbildungen auftreten, die der Urwirbel und diejenige der bleibenden Wirbel, eine Thatsache, die allerdings Auffallendes an sich trägt. Ich betrachte die Urwirbelsegmentirung wie sie die erste ist, so auch als die wichtigste, die Wirbelgliederung als eine secundäre, von der ersteren bedingte. Mit der Urwirbelgliederung hängt die Gliederung der Weichtheile zusammen, die aus den Urwirbeln hervorgehen oder in deren Nähe liegen, als da sind die Gliederung des Rückenmarks und der Spinalnerven, sammt deren Ganglien, die Gliederung der Ganglien des *Sympathicus*, ferner diejenige der visceralen und vertebralen Muskeln, die aus der primitiven Muskelplatte sich entwickeln. Ausserdem ist dieselbe aber auch bedingend für andere Theile, wenigstens spiegelt sich in der regelmässigen Aufeinanderfolge der *Arteriae* und *Venae intervertebrales* dieselbe Anordnung wieder. In welcher Weise nun die primitive Gliederung die secundäre bedingt, welche die Hartgebilde, Wirbel und Rippen zeigen, das ist eine Frage, auf welche für einmal eine bestimmte Antwort nicht zu geben ist. Wie wir vorhin sahen, haben zwar sowohl His als auch ich eine Lösung in Vorschlag gebracht, allein möglicherweise ist das letzte Wort in dieser Angelegenheit noch nicht gesprochen und wird wohl erst dann zur Aeusserung kommen, wenn auch die vergleichend anatomische Seite dieser Frage und namentlich auch die Geschichte der Gliederthiere gewürdigt sein werden, in welcher Beziehung schon jetzt die Bemerkung gestattet ist, dass auch bei den Articulaten die Segmentirungen des Hautskelettes und die der Weichtheile sich nicht entsprechen.

Chorda der Vögel in späteren Zeiten.

Ich füge nun noch einige Bemerkungen über das spätere Verhalten der Chorda in den Wirbeln der Vögel bei. Bis zum Auftreten der knorpeligen Wirbel zeigt die Chorda auf kleineren Strecken keine constanten Verschiedenheiten des Durchmessers; von da an treten solche auf und werden immer ausgeprägter. Bei einem Hühnchen von 4 Tagen, bei dem von Knorpelgewebe der Wirbel noch nichts Bestimmtes zu sehen war, fand ich die ersten leisen Spuren von Einschnürungen der Chorda in der Gegend der späteren *Ligamenta intervertebralia* und deutlicher wurden dieselben am 5. Tage. In der Gegend eines jeden Ligamentes war hier die Chorda erheblich eingeschnürt, unmittelbar vor und hinter dem Ligament verbreitert und in der Mitte des Wirbels an der Dorsalseite stärker, an der Ventralseite weniger verschmälert. Diese Verschmälerung, welche auch Gegenbaur am 7. Tage wahrgenommen hat, macht später einer Verbreiterung Platz und finde ich am 12. Tage dasselbe, was bereits Gegenbaur und Schwarck beschrieben haben, nämlich in jedem Wirbel drei Verbreiterungen und zwei Verschmälerungen, und eine starke Einschnürung in der Gegend des *Lig. intervertebrale* (Fig. 248).

Fig. 248.

Am 16. Brüttage zeigt die Chorda noch ziemlich dieselbe Beschaffenheit wie am 12. Tage, nur finde ich dieselbe jetzt im Innern der Ossification der Wirbelkörper in Verkümmerung und in einzelnen Wirbeln auf einer kleinen Strecke selbst ganz geschwunden, während die beiden andern Anschwellungen gut entwickelt sind und 0,14 mm in der Breite messen. In diesen Gegenden ist die Chorda in dorso-ventraler Richtung leicht comprimirt, während sie an den übrigen Stellen von den Seiten zusammengedrückt erscheint.

In Betreff des Verhaltens der Chorda der Vögel in noch späteren Zeiten sind meine Erfahrungen wenig ausgedehnt, doch kann ich im Anschlusse an ähnliche Beobachtungen Gegenbaur's (l. i. c.) folgendes mittheilen. Beim ausgebrüteten Hühnchen finde ich in den Halswirbeln deutliche aber wenig entwickelte Chordareste im *Ligamentum suspensorium* und den angrenzenden Theilen der knorpeligen Wirbelenden, woselbst dieselben 57—85 μ starke Verbreiterungen bilden, dagegen war im Innern der knöchernen Wirbelkörper nirgends eine Spur der Chorda zu sehen und dieselbe hier in dem reichlichen schwammigen Gewebe untergegangen, in welches Gewebe, d. h. in die Markräume, auch die Chorda vom knorpeligen Theile aus noch eine kleine Strecke weit sich verfolgen liess. Ganz ebenso verhielten sich auch die Brustwirbel, dagegen gewann die Chorda in den Lumbosacralwirbeln je länger je mehr an Entwicklung und zeigte zuletzt einfache spindelförmige Verbreiterungen in den Wirbeln bis zu 0,32 mm und Verschmälerungen in den Zwischenknorpeln von 0,11—0,14 mm. Einen Uebergang des Chordagewebes in Knorpel, den Gegenbaur und Schwarck vom Hühnchen beschrieben, habe ich nur in den vordersten praesacralen Wirbeln (Gegenbaur) an den hier noch vorkommenden

Fig. 248. Sagittaler Längsschnitt durch die 4 ersten Wirbel eines Hühnerembryo von 14 Tagen. Vergr. 24 mal; 1—4 erster bis vierter Wirbel.

je zwei kleineren Verbreiterungen in sehr geringer Ausdehnung wahrgenommen und bestand die Chordasubstanz sonst in den Anschwellungen aus dem typischen Zellengewebe mit bald grösseren, bald kleineren Elementen, welches in den Verschmälerungen durch Formänderung der Elemente einen undeutlich faserigen Character annahm.

Nicht ganz dieselben Verhältnisse wie beim Hühnchen traf ich bei ausgebrüteten Schwalben und Bussarden. Bei der Schwalbe zeigte die Chorda im Kreuzbein zwar ebenfalls regelrecht abwechselnde Verbreiterungen in den Wirbeln und Verschmälerungen in den Synchondrosen, allein im Ganzen war die Chorda bedeutend weniger mächtig. In den vorderen Wirbeln fanden sich Andeutungen von je 3 Verbreiterungen auf Einen Wirbel und war, verschieden vom Hühnchen, die Chorda durch die ganzen Wirbelkörper *in continuo* zu verfolgen, obschon diese kaum weniger verknöchert waren. Von einer Verknorpelung der Chorda war nirgends etwas zu sehen, wohl aber zeigten manche Stellen bestimmtere Andeutungen einer structurlosen Scheide, als ich sie sonst bei Vögeln gesehen.

Einige Tage alte Bussarde mit einer Kopflänge von 3 cm zeigten auf den ersten Blick die Chorda in den Hals- und Sacralwirbeln ununterbrochen mit den vom Hühnchen geschilderten 3 Verbreiterungen. Sah man aber genauer zu, so ergab sich, dass in den Wirbelkörpern das Chordagewebe durch eingewuchertes gefässhaltiges Mark ganz oder fast ganz verdrängt war, während allerdings die früher von der Chorda erfüllte Lücke noch ganz oder wenigstens einem guten Theile nach erhalten sich zeigte. Dagegen war die Chorda in den Zwischenwirbelbändern und den angrenzenden Knorpeltheilen, beim Sacrum in den intervertebralen Synchondrosen ganz gut erhalten und mit einer verschmälerten Stelle und zwei Verbreiterungen versehen.

Ausserdem untersuchte ich noch ältere Bussarde mit einer Schädellänge von 5,3 cm. In den Brustwirbeln war im Wirbelkörper die Chorda durch spongiöses Knochengewebe ganz verdrängt, fand sich dagegen in den knorpeligen Wirbelenden und den *Ligamenta suspensoria* noch gut erhalten vor. In den ersteren bildete dieselbe an Sagittalschnitten je Eine kurzspindelförmige Verbreiterung von 0,42 mm Breite, während im *Lig. suspensorium* eine Verschmälerung von 0,085—0,14 mm enthalten war. Ganz gleiche Verhältnisse zeigten Frontalschnitte der vorderen praesacralen Wirbel, wogegen an ähnlichen Schnitten der hinteren praesacralen Wirbel, der Kreuzbeinwirbel und der postsacralen Wirbel nur Eine im Intervertebralknorpel gelegene Verbreiterung der Chorda sich vorfand, die 0,11 — 0,19 mm Breite besass. Beachtung verdient, dass bei diesem älteren Bussard das Gewebe der Verbreiterungen der Chorda in den Brustwirbeln entschieden die Natur eines hyalinen Knorpels mit kleinen Zellen besass und dass auch in den anderen Wirbeln Andeutungen einer solchen Umwandlung sich fanden.

Dem Bemerkten zufolge scheint die Chorda auch bei den Vögeln in der nachembryonalen Zeit länger sich zu erhalten als man bisher gewusst hat und wird noch durch weitere Untersuchungen zu bestimmen sein, wann dieselbe schwindet.

b) Chorda und Wirbelbildung der Säugethiere.

Die Beschaffenheit der Chorda des Kaninchens in frühern Zeiten ist bereits in den §§ 23 und 24 geschildert worden und ebenso wurde auch schon ange-

geben (S. 282), dass die Urwirbel in der nämlichen Weise wie beim Hühnchen die Chorda umwachsen. Schon am 10. Tage ist bei diesem Thiere eine zusammenhängende häutige Wirbelsäule gebildet und leitet sich dann am 11. und 12. Tage bei Embryonen von 7—9 mm Länge (vom Scheitelhöcker bis zum entferntesten Theile des hinteren Leibesendes gemessen) die Bildung der bleibenden Wirbel ein. Eine sorgfältige Untersuchung dieser Verhältnisse hat mir ergeben, dass die hierbei stattfindenden Vorgänge genau dieselben sind, wie diejenigen, die wir seit Remak vom Hühnchen kennen und die oben ausführlich besprochen wurden und beschränke ich mich daher auf die Vorlage einiger Abbildungen. Die Fig. 249 zeigt einen sagittalen Medianschnitt durch einige Brustwirbel eines Kaninchens von 12 Tagen und 8 mm Länge. Die häutige Wirbelsäule bildet einen zwischen der Aorta *a* und einem submedullaren lockeren Bindegewebe gelegenen zusammenhängenden Strang von 0,24—0,32 mm Höhe, an dem durch die Andeutungen der *Arteriae intervertebrales ai* die Grenzen der Urwirbel noch deutlich bezeichnet sind. In diesem Strange liegt die 27 μ dicke Chorda, die scheinbar eine helle Scheide von 4 μ besitzt, excentrisch gegen den Rücken zu und um dieselbe finden sich von Stelle zu Stelle, je der Mitte eines Urwirbels entsprechende Verdichtungen mit gedrängt stehenden Zellen, so dass abwechselnd helle und dunkle Stellen um die Chorda entstehen, von denen wie das Spätere lehrt, die ersteren die noch weichen Anlagen der Wirbelkörper, die letzteren die *Ligamenta intervertebralia* bedeuten, welche übrigens nicht die ganze Höhe der häutigen Wirbelsäule, sondern mehr den dorsalen Theil derselben einnehmen. Die Chorda verläuft ziemlich stark geschlängelt durch diese annoch weiche Wirbelsäule und zeigt im Allgemeinen am Sagittalschnitte an den *Lig. intervertebralia* eine Vorwölbung nach der dorsalen Seite zu und in der Gegend der späteren Wirbelkörper eine ventrale Convexität, doch gibt es auch Stellen, an denen die Sache gerade umgekehrt sich verhält.

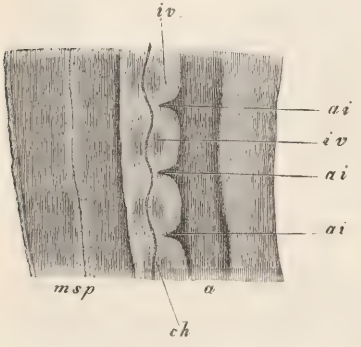


Fig. 249.

Bei Kaninchen von 14 Tagen und 10—12 mm Länge sind die Verhältnisse wesentlich so, wie eben beschrieben wurde, und die knorpeligen Wirbel noch nicht gebildet, immerhin scheiden sich jetzt die Stellen, die zu den *Ligamenta intervertebralia* und zu den Wirbelkörpern sich umgestalten, schärfer von einander und sind die letzteren heller und mit mehr Zwischensubstanz, die ersteren dunkler und nun deutlich concentrisch geschichtet. Die Chorda ist noch von derselben Stärke wie früher, dagegen weniger geschlängelt und schon mit Andeutungen schwacher Verbreiterungen in den Gegenden der Ligamente. Ausserdem ist die Gesammtmasse, die zur Umbildung in einen Wirbelkörper und ein Ligament sich vorbereitet, etwas grösser als früher, wobei an der

Fig. 249. Sagittaler Längsschnitt durch einige Brustwirbelanlagen eines Kaninchenembryo von 12 Tagen 30mal vergr. *a Aorta abdominalis*, *ai Arteriae intervertebrales*; *iv* Gegend der späteren *Ligamenta intervertebralia*; *ch Chorda*; *msp* Medullarrohr und submedullares lockeres Bindegewebe.

Wirbelanlage die Zunahme etwas erheblicher ist, als beim intervertebralen Abschnitte.

Kaninchenembryonen von 16 Tagen und 14,5—16,0 mm Länge lassen die Zunahme der Wirbelsäule an Länge sehr deutlich erkennen und zeigen nun auch ganz entschieden die knorpeligen Wirbel angelegt. Aus der Fig. 250, die

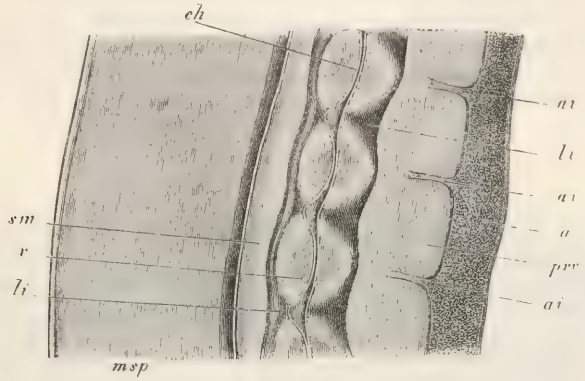


Fig. 250.

den 2. — 5. Lendenwirbel darstellt, sind die neuen Verhältnisse besser als durch ausführliche Beschreibungen zu erkennen und füge ich nur folgendes bei. Die Wirbelkörper bestehen noch im Allgemeinen aus kleineren Zellen, die an der Oberfläche mehr abgeplattet und concentrisch gelagert sind, enthalten aber doch um die Chorda herum schon grössere runde und länglichrunde Elemente. Umgeben sind die Wirbel von einer bindegewebigen Scheide, die an der Dorsalseite etwas dicker und dichter erscheint als an der Bauchseite und mit dieser Scheide hängen dann die *Ligamenta intervertebralia* unmittelbar zusammen, deren Elemente im Sagittalschnitte longitudinal verlaufen und eine mittlere dichtere Zone zeigen. Die über der Wirbelsäule gelegene submedullare lockere Bindegewebsschicht *sm* ist jetzt viel mächtiger als früher und ebenso hat nun auch an der unteren Seite zwischen Wirbelsäule und Aorta eine Bindegewebsschicht sich abgezweigt *prv*, die wie es scheint früher ein Theil der Anlage der Wirbelsäule selbst war.

Am auffallendsten sind an dieser Wirbelsäule die Verhältnisse der Chorda, welche nun ganz ausgeprägte Verbreiterungen und Verschmälerungen besitzt. (Fig. 251). In den 0,22 mm dicken (hohen) Wirbelkörpern beträgt die Chordasubstanz nicht mehr als 10—16 μ im Mittel und mit Inbegriff der sehr deutlichen structurlosen Scheide 32 μ, wogegen dieselbe in den 0,26 mm hohen Ligamenten bis zu 108 μ misst. Zugleich ist die Chorda nur noch wenig geschlängelt, ja stellenweise fast gerade, doch sind, wo ein wellenförmiger Verlauf vorkommt, die Krümmungen die früheren und auch sonst die Verbrei-

Fig. 250. Sagittaler Längsschnitt durch 4 Lendenwirbel eines 16 Tage alten Kaninchenembryo, 26 mal vergr. *a Aorta abdominalis*; *ai Arteriae intervertebrales*; *v* knorpelige Wirbelkörper; *li Lig. intervertebralia* mit den Chordaverbreiterungen; *ch* dünne Theile der Chorda; *msp Medulla spinalis*; *sm* submedullares gallertiges Gewebe; *prv* praevertebrale Bindesubstanz.

terungen nach hinten vorspringend. Sehr lehrreich ist die Anordnung der Chordazellen. In den Wirbelkörpern vor allem der Hals- und Lendenwirbel waren dieselben ganz gestreckt wie Fasern, der Länge nach gestellt und die Masse so dünn, dass sie an gewissen Gegenden (obere Halswirbel) kaum mehr messbar war, während die Scheide ganz gut erhalten und eher verdickt sich zeigte. Dagegen fanden sich in den Verbreiterungen vorwiegend in der Richtung der Längsaxe abgeplattete Zellen in solcher Anordnung, dass es ganz den Anschein gewann, als ob die Chordazellen je von zwei benachbarten Wirbelkörpern aus in das Ligament hineingepresst worden wären (Fig. 251). Und in der That erscheint es kaum als zweifelhaft, dass der Druck der viel rascher

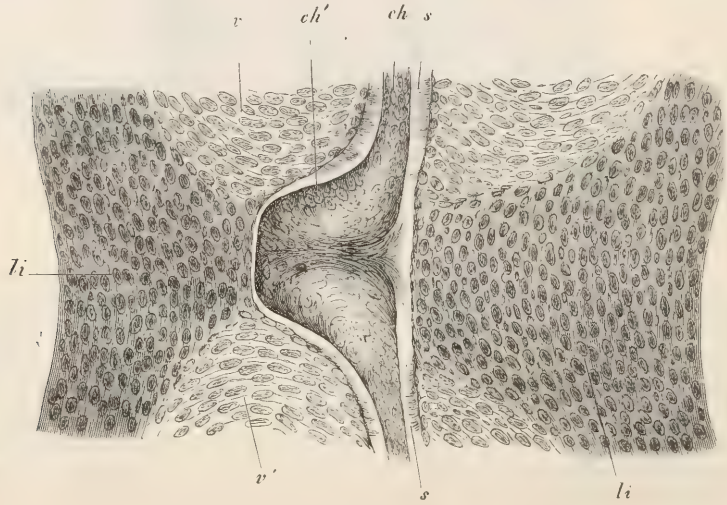


Fig. 251.

wachsenden knorpeligen Wirbel, die Chordagallerte aus diesen verdrängt und in die weicheren Ligamente hineinpresst, und hätten wir hier eine auffällige Wirkung mechanischer Momente. Für diese Annahme spricht auch sehr entschieden, dass in den Gegenden (Brustwirbel), in denen die Chorda im Wirbelkörper noch breiter bis zu 27 μ gefunden wird, die intervertebralen Anschwellungen schmäler sind und nicht mehr als 54—75 μ messen.

Noch bemerke ich, dass bei diesem Embryo die Verbreiterung der Chorda zwischen dem Zahne und dem Körper des zweiten Halswirbels 37 μ betrug und die im *Ligamentum suspensorium dentis*, die übrigens ganz nahe am *Os occipitis* ihre Lage hatte, 75 μ. Am hinteren Ende der Wirbelsäule schwankten die Dickenunterschiede verschiedener Stellen der Chorda zwischen 32 und 48 μ, ferner entbehrte dieselbe hier einer deutlich wahrnehmbaren Scheide, doch war die Chorda sonst ganz gut entwickelt und bestand aus grösseren Zellen als ich dieselben sonst an Chorden von Säugethieren wahrgenommen habe.

Fig. 251. Ein Stückchen der Fig. 250 244 mal vergr. *v* Wirbel; *li Ligamentum intervertebrale*; *ch* Chorda; *ch'* Chordaanschwellung; *s* Scheide der Chorda.

Von älteren Kaninchenembryonen untersuchte ich nur zwei etwas ältere als die vorhin beschriebenen auf Querschnitten. In den 0,9 mm breiten und 0,39 mm hohen *Lig. intervertebralia* fand sich ein länglich runder Chordarest von 0,13 mm Breite und 0,064 — 0,070 mm Dicke (Höhe), der aus platten concentrisch gelagerten Zellen mit kleinen Vacuolen im Innern besteht. In den Wirbelkörpern dagegen ist vor allem in der Mitte der Chordarest fast gleich Null und auf einen feinen Faden zurückgebildet, um den eine helle dicke Zone von 26 μ Gesammtdurchmesser liegt, den ich als Rest der Scheide anspreche.

Von andern Säugethieren habe ich keine in so frühen Stadien untersucht, wie das Kaninchen, dagegen benutzte ich dieselben, um spätere Zustände der Chorda zu prüfen. Die gemachten Erfahrungen sind in Kürze folgende.

Katze.

Ein Embryo dessen Kopf 16,5 mm mass und dessen Rumpf 13 mm hoch und breit war, bei dem die Ossification in den Wirbelkörpern und Bogen begonnen hatte, zeigte folgende Verhältnisse. In den *Lig. intervertebralia* war die Chorda von einer enormen Grösse und stellte z. B. in einem Lendenwirbelbande von 1,99 mm Breite und 0,86 mm Dicke (Höhe) einen Körper von 1,07 mm Breite und 0,34 — 0,42 mm Dicke dar, wie die Figur 252 denselben zeigt.

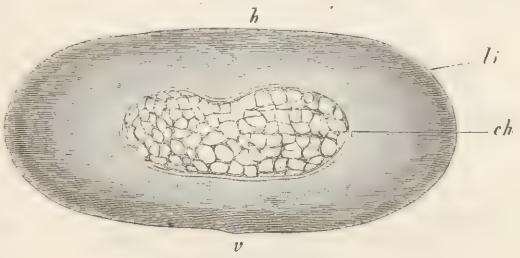


Fig. 252.

Fig. 253.

Fig. 252. *Ligamentum intervertebrale* der Lendenwirbelsäule des Embryo einer Katze. Vergr. 27 *ch* Chorda; *li* Ligament; *h* dorsale; *v* ventrale Seite.

Fig. 253. Ein Theil der Chorda der Fig 252, 480 mal vergr. *ch* Chordabalken; *k* Zwischenraum zwischen Chorda und den innersten knorpelähnlichen Theilen des Ligamentes.

Bei stärkerer Vergrösserung ergab sich Fig. 253', dass die Chordagallerte einer Scheide entbehrte und aus einem unregelmässigen Balkengewebe mit grossen Flüssigkeit führenden Hohlräumen bestand, dessen Balken aus einem feinkörnig-faserigen Gewebe mit vielen Kernen zusammengesetzt waren und keine Zellengrenzen erkennen liessen. Das Intervertebralligament besass in der Nähe der Chorda mehr die Beschaffenheit von Knorpel und war scharf gegen die Chorda abgegrenzt. Die eben beschriebene Verbreiterung der Chorda besitzt, wie aufeinanderfolgende Querschnitte ergeben, die Gestalt eines platten linsenförmigen Körpers, der nach beiden Seiten rasch kegelförmig sich zuspitzt und stark verschmälert in den Wirbelkörper eintritt. In diesem findet sich noch ein kleiner Chordarest, soweit als derselbe noch knorpelig ist, in Gestalt eines dünnen kernhaltigen Stranges mit einer hellen ringförmigen Zone (Scheide?). Von da an, wo die Verkalkung beginnt, zeigt sich dagegen die Chorda fast ganz geschwunden und bietet ihr Rest das in der Figur 254 wiedergegebene Bild. Als Chorda deute ich hier auf jeden Fall den centralen dunklen Strang und vielleicht ist auch die verkalkte Grundsubstanz um diesen Theil herum nichts als die Chordascheide. Die Lage der Chorda anlangend bemerke ich noch, dass die Chordaverbreiterung eher etwas excentrisch nach vorn lag, der Chordastrang am Wirbelkörper dagegen ganz entschieden eine centrale Lage hatte, doch sind diese Verhältnisse vielleicht nicht bei allen Individuen gleich, wenigstens fand ich bei einem kleineren Katzenembryo von 3,9 cm Länge die schmalen Chordastellen stark excentrisch im vorderen Theile der Wirbelkörper gelegen, welches Verhalten mehr dem des Kaninchens entsprechen würde.

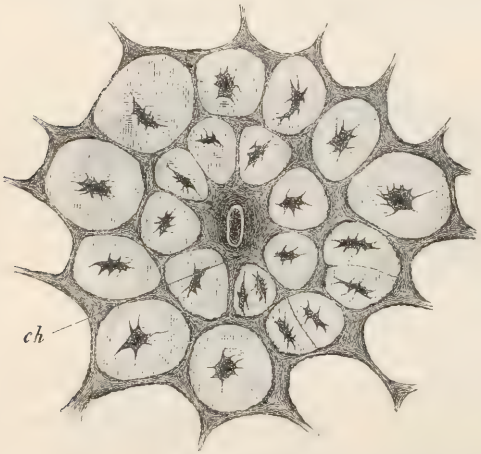


Fig. 254.

Ausserdem untersuchte ich noch eine neugeborne Katze, deren *Ligamenta intervertebralia* mächtige gewucherte Chordamassen enthielten, die in Form einer Scheibe den mittleren Theil des Bandes einnahmen und von da aus mit sich verschmälernden Zapfen gegen die Wirbelkörper ausliefen, um in den knorpeligen Enden derselben zu verschwinden. In einem *Lig. intervertebrale* eines Lendenwirbels, das 4,68 mm breit und 3,56 mm dick war, nahm die Chordagallerte eine Höhle von 2,80 mm Breite ein. Dieselbe zeigte den oben geschilderten Bau, nur besass das Balkennetz an manchen Stellen auch freie kolbige Enden, die in allen Uebergängen zu ganz isolirten klumpigen Theilen vorkamen und so an die Chordaklumpen der Menschen erinnerten, um so mehr als alle Balken im Innern Vacuolen enthielten.

Fig. 254. Aus der verkalkten Mitte des Körpers eines Lendenwirbels von dem Katzenembryo, von dem auch die Figg. 252, 253 stammen. *ch* Chordarest. Vergr. 281 mal.

Hund.

Embryonen und Neugeborene zeigten im Wesentlichen dieselben Verhältnisse wie die Katze, daher ich von der Mittheilung von Einzelheiten absehe.

Fuchs.

Ein Fuchsembryo von 3,9 cm Länge zeigte dasselbe wie Katzenembryonen. In den 1,5 mm breiten, in dorso-ventraler Richtung 0,51 — 0,85 mm messenden *Ligamenta intervertebralia* mass die Chordaverbreiterung in der Breite 0,87 — 1,14 mm, im Diameter dorso-ventralis 0,19 — 0,42 mm und war der vorderen Fläche näher. Von der in der Richtung von vorn nach hinten ungemein dünnen (stark abgeplatteten) Chordaverbreiterung gingen dünne Fäden aus, die in noch ganz knorpeligen Wirbelkörpern einen körnigen Streifen von 7 μ darstellten, der von einem hellen Hofe von 26—30 μ umsäumt war. Die Chordagallerte bestand aus einer zusammenhängenden Masse rundlicher kernhaltiger Zellen, die nur kleine Vacuolen enthielten.

Schaf.

Ein Embryo von 5 cm, dessen Wirbel noch keine Knochenpuncte enthielten, besass in den 1,99 mm breiten *Lig. intervertebralia* eine mittlere Chordaverbreiterung von 0,15 mm in querer und 0,12 mm in dorso-ventraler Richtung. Von dieser aus zog sich jederseits ein dünner Strang gegen den Wirbelkörper, um in diesem wie gewöhnlich zu einem dünnen Faden von 22 μ mit einem hellen Hofe sich zu gestalten. Die Chordagallerte zeigte in den verbreiterten Stellen dieselbe Beschaffenheit, wie bei der Katze, bestand dagegen

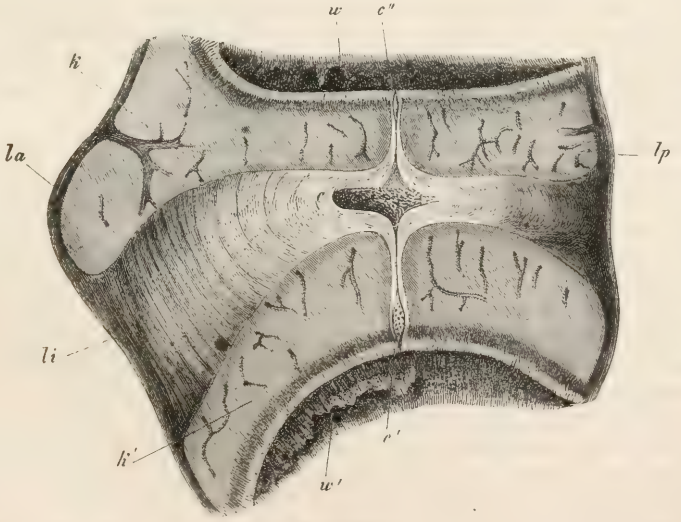


Fig. 255.

Fig. 255. *Ligamentum intervertebrale* der Brustwirbelsäule eines grossen Schafsembryo (Länge des Kopfes 10 cm) im Sagittalschnitte 8mal vergr. *la Lig. longitudinale anterius*; *lp Lig. long. posterius*; *li Lig. intervertebrale*; *kk'* Endknorpel der Wirbel; *w* oberer Wirbel; *w'* unterer Wirbel; *c* Chordaverbreiterung im Ligament; *c'*, *c''* Anschwellung der Chorda im Wirbelendknorpel.

darüber und darunter an der Grenze des Ligaments und des knorpeligen Wirbels aus hyalinem Knorpel, der einzige Fall der Art, den ich bei Säugern gesehen.

Ein grosser Schafsembryo, dessen Kopf 10 cm lang war, zeigte die schon oben erwähnten in der Fig. 255 dargestellten Verhältnisse. Die Chordaverbreiterung im *Lig. intervertebrale* betrug in dorso-ventraler Richtung 1,42 mm, in der Breite 1,0—2,1 mm, im Diameter antero-posterior 0,57 mm, während die kleineren Verbreiterungen 0,11 — 0,22 mm massen. Die Chordagallerte bestand aus zahlreichen isolirten und netzförmig verbundenen Zellennestern innerhalb eines spärlichen Knorpelgewebes, das den *Lig. intervertebralia* angehörte. Die Zellen waren oft sehr zierlich begrenzt, manchmal knorpelzellenähnlich, was besonders von grösseren rundlichen und ovalen Massen gilt, die wie dünnwandige Mutterkapseln mit Tochterzellen sich ausnahmen. Solche Gebilde fanden sich auch in den kleineren Verbreiterungen innerhalb des Knorpelendes der Wirbel. In den knöchernen Wirbelkörpern war jede Spur der Chorda geschwunden.

Rind.

Ein Rindsembryo ohne Ossification in den Wirbeln zeigte wie gewöhnlich Anschwellungen der Chorda in den Zwischenwirbelbändern von 0,083 —0,14 mm und Verschmälerungen in den Wirbelkörpern von 19—34 μ und ein mikroskopisches Verhalten der Chorda wie bei der Katze. Die Verbreiterungen lagen excentrisch mehr nach vorn in den Zwischenwirbelbändern.

Schwein.

Bei einem Schweineembryo, dessen Wirbel noch keine Ossificationen besassen, betrugen die excentrisch nach vorn gelegenen Verbreiterungen in den 1,42 mm breiten *Lig. intervertebralia* 0,16 mm in der Breite, 0,11 mm in dorso-ventraler Richtung. In den Wirbelkörpern mass der Chordarest 19 μ und ein heller Hof um denselben im Gesammtdurchmesser 45 μ.

Bei einem grösseren Embryo von 16 cm Länge waren die Chordareste in den *Lig. intervertebralia* von colossaler Grösse und bestimmte ich in den Lendenwirbeln, bei einer Breite der Ligamente von 6,41 mm, deren Breite auf 4,75 mm, ihren dorso-ventralen Durchmesser auf 2,07 mm und ihren Diameter antero-posterior auf 0,51—0,57 mm. In den knorpeligen Wirbelenden dagegen war nur ein dünner verkümmerter Chordarest zu finden, der gegen den Ossificationspunct zu sich ganz verlor. Bei diesem Thiere prüfte ich auch das mikroskopische Verhalten der gewucherten Chordagallerte. Frisch und ohne Reagentien untersucht bestand dieselbe aus einer schleimigen Zwischensubstanz und Zellen und Zellenhaufen, die wie geschrumpft erschienen. Setzte man Wasser zu, so entstand scheinbar das schönste Netzwerk sternförmiger Zellen mit Vacuolen zwischen denselben, ähnlich dem embryonalen Schmelzorgane, worauf dann nach Essigsäurezusatz runde, kernhaltige Zellen zum Vorschein kamen, die vor allem an der Oberfläche des Chordarestes deutlich waren. Alkohol brachte ebenfalls ein scheinbares Netz sternförmiger Zellen zum Vorschein, wogegen eine frische Chordagallerte mit Kali causticum concentratum behandelt nach einiger Zeit in lauter runde und rundlicheckige Zellen zerfiel.

Alle diese Beobachtungen über die Chorda der Säugethiere unterstützen die Annahmen, die im Texte des § gemacht wurden, dass die Chorda auch in der nachembryonalen Zeit in den *Lig. intervertebralia* fortbestehe und einen

Theil der sogenannten Gallertkerne derselben bilde. Ich kann somit mit Dursy nicht übereinstimmen, der No. 94 S. 32 »eine wesentliche und bleibende Betheiligung der Chorda an der Bildung des Gallertkernes läugnet«, ebenso wie in neuester Zeit Heiberg (l. i. c.), und finde auch, dass die von Dursy mitgetheilten Thatsachen viel eher mit der von mir vertheidigten Auffassung stimmen. — Eine gute Abbildung der Chordagallerte im *Lig. intervertebrale* findet sich bei Hasse und Schwarck (l. i. c. Taf. IV Fig. 5), doch deuten diese Autoren das, was ich als Chorda ansehe, als Intervertebralknorpel und als Homologon einer zellenhaltigen Chordascheide, welche sie auch an den Wirbelkörpern von einer äussern skelettbildenden Schicht unterscheiden zu können glauben. Mit Bezug auf den letzteren wichtigen Punct habe ich für einmal die Ueberzeugung mir nicht verschaffen können, dass das Gewebe, aus welchem der Wirbel hervorgeht, bei den Säugern und Vögeln ebenso in zwei Lagen zerfällt, wie dies nach meinen und Gegenbaur's Untersuchungen bei vielen niederen Wirbelthieren der Fall ist, doch will ich gern zugeben, dass nach dieser Richtung noch weitere Untersuchungen nöthig sind.

Noch bemerke ich, dass die Chordazellenklumpen in den *Lig. intervertebralia* zuerst erwähnt werden von Virchow (Würzb. Verh. II. S. 284 und dass Luschka der erste ist, der dieselben vermuthungsweise mit der Chorda zusammenbringt (Virchow's Arch. Bd. 9. 1856. S. 319).

Die erste Entwicklung des Brustbeins geht nicht bei allen Säugern so vor sich, wie Rathke dieselbe geschildert hat. So finde ich beim Kaninchen, dass die Rippenknorpel bis nahe an die Mittellinie der Brust heran wachsen, ohne miteinander sich zu verbinden. Bei Embryonen von 16 Tagen gelang es mir nicht eine Andeutung des Brustbeins zu sehen, obschon die Rippen einander schon sehr nahe lagen. Am 17. Tage dagegen fanden sich die betreffenden knorpeligen Rippen durch einen schmalen annähernd unter rechtem Winkel abgehenden Knorpelstreifen untereinander verbunden. Jede Brustbeinanlage war jedoch nicht breiter als 54—72 μ und beide Anlagen nur durch einen schmalen Zwischenraum von 18 — 30 μ von einander geschieden, so dass die Rippenenden um nicht mehr als 0.198 mm von einander abstanden und zwar hinten mehr als vorn. Einmal gebildet verschmelzen die knorpeligen Brustbeinanlagen von vorn nach hinten mit einander und sondern sich dann zugleich von den Rippenknorpeln selbst dadurch ab, dass in der Gegend der späteren Sternocostalgelenke die Zellen spindelförmig werden, wie überall da, wo Gelenke sich bilden, ein Vorgang der am Manubrium selbst vor der Verschmelzung eintritt. — Bei Parker findet sich ein Brustbein eines Rindsembryo von 1″ 4‴ Länge abgebildet (Pl. 29. 1.), das im Bereich der hinteren Rippen noch gespalten ist und alle Rippen abgegliedert zeigt und Pl. 15 Fig. 1 zeigt die eben im Verschmelzen begriffenen Brustbeinhälften von *Vanellus cristatus* ebenfalls mit abgegliederten Rippenknorpeln (No. 137).

Da im 2. Abschnitte dieses Werkes sehr häufig Beobachtungen an älteren Kaninchenembryonen werden erwähnt werden, so füge ich eine kleine Tabelle über die Grösse derselben in verschiedenen Altern bei, damit meine Angaben mit denen anderer vergleichbar werden. Gemessen wurden die Embryonen vom Scheitel bis zum Steiss meist erst nach Erhärtung in Spiritus.

	Alter				Länge		
					frisch	in Spiritus	
1)	11 Tage	12	Stunden		—	5,5— 6,5 mm	
2)	12 „	5	„		—	5,5— 7,5	
3)	13 „	4	„		—	9,5—10,0	
4)	14 „				15,0 mm	10,5	
	14 „				—	10,0	
5)	14 „	3	„		—	12,0—13,5	
6)	15 „	2	„		—	14,0—14,3	Pikrinsäure
7)	16 „				—	14,5—17,0	
8)	17 „	6	„		20,0	17,0	
9)	18 „				25,0	22,0	
	18 „				—	19,0—23,0	
10)	18 „	4	„		26,0	23,0	
	18 „	4	„		—	25,0—27,0	
11)	19 „				32,0	29,5	
	19 „				—	25,0—31,0	
12)	20 „				38,0	36,0	
13)	21 „				—	36,3—41,0	
14)	23 „				—	54,0—56,0	
15)	24 „				—	60,0	

§ 31.

Entwicklung des Schädels, häutiges und knorpeliges Primordialcranium. Chorda im Schädel.

Der Schädel durchläuft wie die Wirbelsäule drei Zustände, den häutigen, knorpeligen und knöchernen, von denen wir die beiden ersten mit einem von Jacobson zuerst gebrauchten Namen, die Primordialschädel heissen. Ferner ist hervorzuheben, dass auch der Schädel in erster Linie aus einem Blasteme hervorgeht, welches zu den Seiten und am vorderen Ende der Chorda sich findet, oder um mit den Worten der neueren Entwicklungsgeschichte zu reden, aus den Urwirbelplatten des Kopfes unter Mitbetheiligung der Chorda sich entwickelt.

Häutiger Primordialschädel.

Betrachten wir nun zunächst die Art und Weise der Entwicklung des häutigen Primordialschädels, so finden wir, dass derselbe, wie bereits in den früheren §§ 10, 14 und 24 vom Hühnchen und Kaninchen dargestellt wurde, aus den vordersten Theilen der Urwirbelplatten des Mesoderma sich hervorbildet, welche im Bereiche des Kopfes bei den höheren Wirbelthieren niemals in Urwirbel zerfallen und auch nie von den Sei-

tenplatten sich trennen. An diesen Urwirbelplatten des Kopfes oder den Kopfplatten hat man, von ihrem ersten Auftreten an, zwei Abschnitte zu unterscheiden: einen hinteren Abschnitt, der, ebenso wie die Anlage der Wirbelsäule, noch die Chorda enthält, und einen vorderen Theil, in welchem das Mesoderma im Bereiche der Stammzone ohne in Chorda und Urwirbelplatten zerfallen zu sein, eine zusammenhängende Platte darstellt.

Die Art und Weise, wie der Chorda-freie Abschnitt der Kopfplatten die Schädelanlage bildet, wird aus den Figg. 256 u. 257 ersichtlich. Anfänglich ganz flach ausgebreitet, nimmt derselbe im Zusammenhange

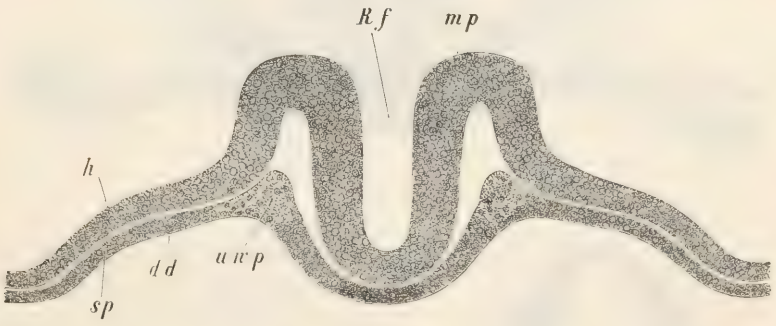


Fig. 256.

mit der Bildung der Rückenfurche am Kopfe eine rinnenförmig vertiefte Gestalt an und entwickelt zugleich an seinem Rande dorsalwärts eine Leiste (Fig. 256), welche allmälig gegen die dorsale Mittellinie herauf wuchert und noch vor der Schliessung des Gehirns (Fig. 257) eine ansehnliche Entwicklung gewinnt. Ist einmal das Gehirn geschlossen, so wächst diese Leiste, die der oberen medialen Kante der Urwirbel entspricht und *Membrana reuniens* des Kopfes genannt werden kann, rasch um das Hirnrohr herum und bildet bereits am 3. Tage eine vollständige häutige Kapsel um das Gehirn, wie die Fig. 258 von einem Kaninchen von 10 Tagen dies darstellt.

Im Chorda-haltigen Abschnitte des Schädels sind die Verhältnisse wesentlich dieselben. In den Figg. 30 und 81 ist dieser Theil des

Fig. 256. Querschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryo von 24 Stunden mit Rückenfurche und Primitivstreifen ohne Urwirbel 135mal vergr. *Rf* Rückenfurche; *mp* Medullarplatte, eine tiefe Rinne, die Anlage des Gehirnes bildend; *h* Hornblatt; *uwp* mittleres Keimblatt oder Urwirbelplatten (Kopfplatten) des Kopfes, eine unter dem Medullarrohre gelegene Platte bildend, und seitlich in die Seitenplatten *sp* übergehend; *dd* Darmdrüsenblatt.

Schädels mit weit offenem und fest geschlossenem Medullarrohre dargestellt und die Fig. 259 gibt ein Bild des Kopfes mit geschlossenem

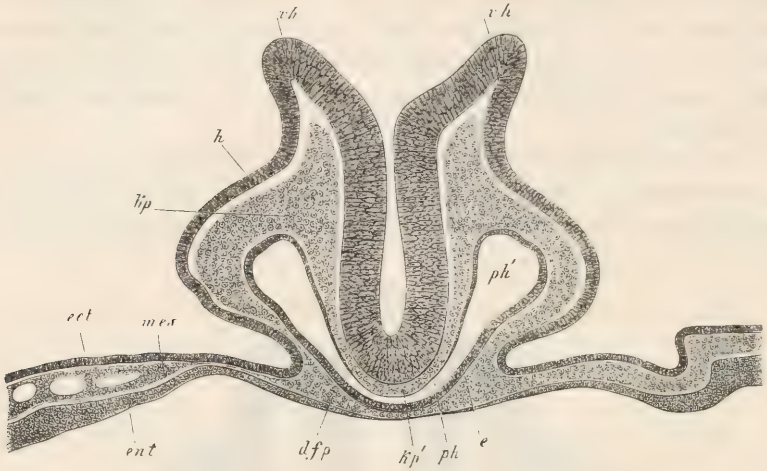


Fig. 257.

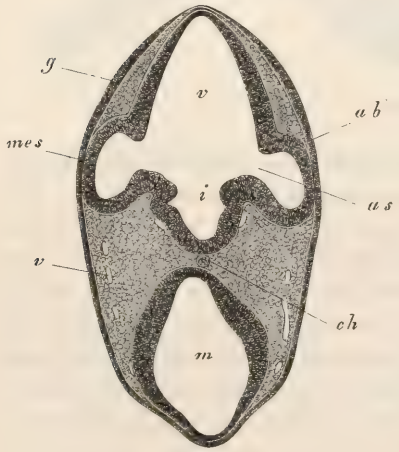


Fig. 258.

Medullarrohre. Auch in dieser Gegend wird das Gehirn rasch von den Kopfplatten umwachsen, ausserdem aber treten dieselben hier auch in besondere Beziehungen zur Chorda, die wesentlich die

Fig. 257. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (Nr. XXb). Vergr. 100mal. *vh* Weit klaffende Ränder des Vorderhirns (offene Rückenfurche des Kopfes); *h* Hornblatt seitlich am Kopfe; *kp* mittleres Keimblatt oder Kopfplatten (Urwirbelplatten des Kopfes) seitlich am Medullarrohre; *kp'* dieselben unter dem Hirn an der Schädelbasis ohne Chorda; *ph* mittlerer spaltenförmiger Theil des Vorderdarmes (Pharynx); *ph'* seitlicher weiterer Theil; *dfp* vordere Schlundwand oder Darmfaserplatte des Schlundes Schlundplatte); *e* Schlundepithel; *ect*, *mes*, *ent* die drei Keimblätter in der *Area opaca* neben dem Kopfe.

Fig. 258. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40mal. *ab* Augenblasen (0,26mm Höhe); *as* Augenblasenstiel (Lumen 83μ weit); *v* Vorderhirn; *m* Mittelhirn; *i* Infundibulum; *ch* durchschimmernde Chorda; *v* Venen; *g* verdicktes Hornblatt in der Gegend der spätern Geruchsgrübchen; *mes* Mesoderma.

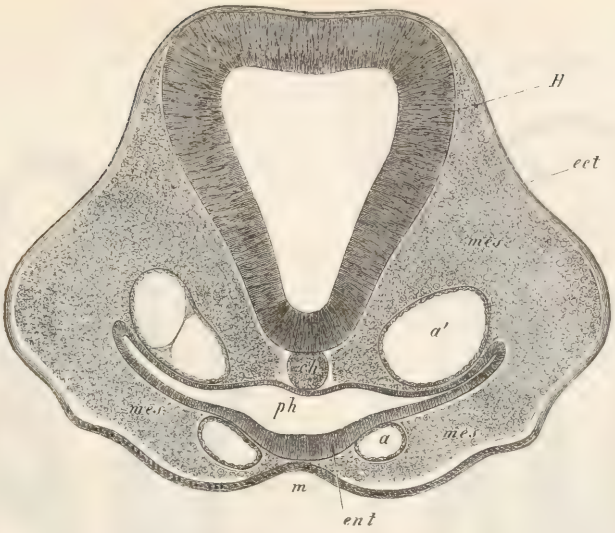


Fig. 259.

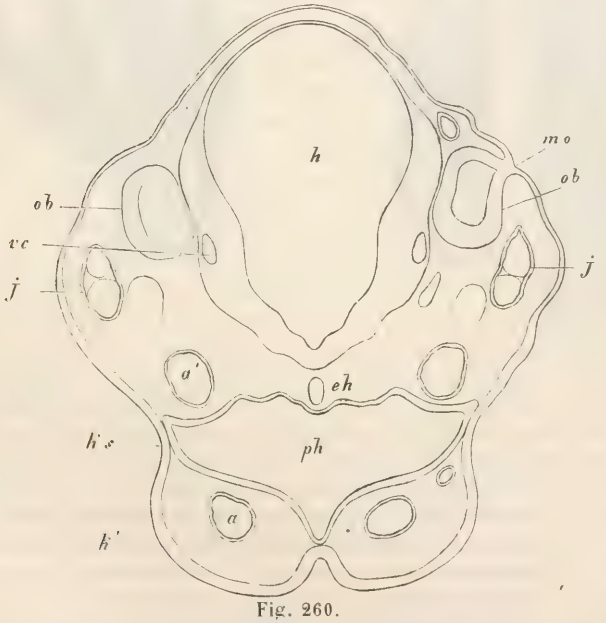


Fig. 260.

Fig. 259. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI 101mal vergr. *H* Gehirn (2. Blase); *ch* Chorda; *a* ein Aortenbogen; *a' Aorta descendens*; *ph* Schlund; *m* Mundbucht; *ect* Ectoderma; *ent* Entoderma; *mes* Mesoderma.

Fig. 260. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal. *h* Hinterhirn; *ph* Pharynx, durch eine Spalte zwischen den Unterkieferfortsätzen *k* des ersten Kiemenbogens nach aussen mündend; *ks* Gegend der ersten Kiemenspalte; *a Arcus aortae I*; *a' Aorta descendens*; *ch* Chorda; *j Vena jugularis*; *vc* Hirnvene; *ob* Ohrblase; *mo* letzter Rest ihrer Mündung nach aussen.

nämlichen sind, wie sie am Rumpfe zwischen Chorda und Urwirbeln bestehen. Anfänglich nämlich liegt die Chorda frei zwischen den ver-

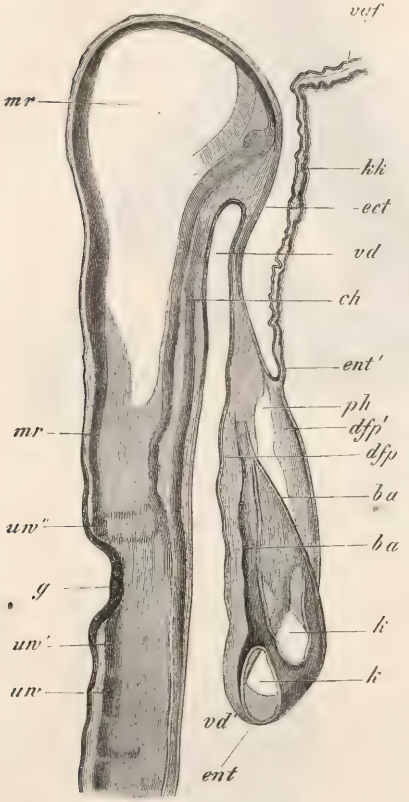


Fig. 261.

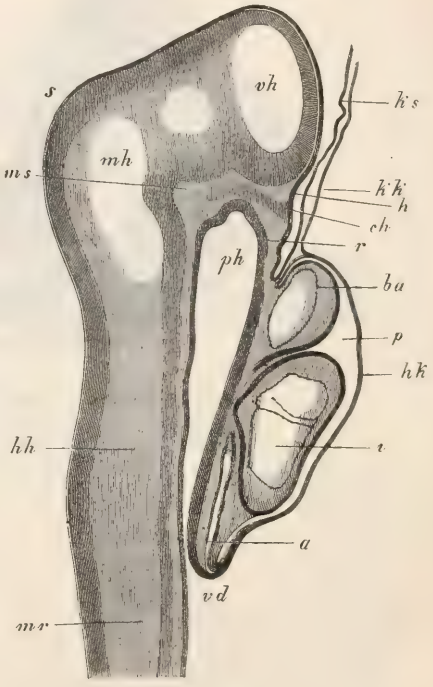


Fig. 262.

Fig. 261. Längsschnitt durch den Kopftheil eines 38 Stunden alten Hühnerembryo neben der Mittellinie und z. Th. in derselben. Vergr. 69mal. *uw* erster Urwirbel; *uw'* Urwirbel ähnliches Segment hinter der Gehörgrube *g*; *uw''* Urwirbel ähnlicher Körper vor der Gehörgrube, der von einem Ganglion und zwei Nerven gebildet wird (G. Gasseri?); *ch* Chorda; *mr* Medullarrrohr; *vd* vorderes Ende des Vorderdarms (Schlund); *vd'* vordere Darmpforte, Eingang in den eigentlichen Vorderdarm; *ent* Entoderma des Vorderdarmes, übergehend in *ent'* das Entoderma der Kopfkappe *kk*, an der hier keine Lage des mittleren Keimblattes vorhanden ist; *ect* Ectoderma am Kopfe in *vAf* die vordere Amnionfalte übergehend, die nur aus dem Hornblatte besteht; *ph* Parietalhöhle (Halshöhle), die das Herz enthält; *ba* vordere und hintere Begrenzung des *Bulbus aortae*; *k* Herzkammer zweimal angeschnitten; *dfp* Darmfaserplatte des Vorderdarmes; *dfp'* Darmfaserplatte der vorderen (unteren) Wand der Parietalhöhle.

Fig. 262. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. *ph* Schlund; *vd* vordere Darmpforte; *r* Rachenhaut; *p* Parietalhöhle;

schmälerten medialen Rändern der Kopfplatten, einerseits an das Entoderma des Vorderdarmes, andererseits an die Medullarplatte angrenzend. Bald aber wird die Chorda erst an der unteren Seite (Fig. 84) und dann auch an der oberen Seite von den Kopfplatten umwachsen (Fig. 260) und dann ist die Anlage auch dieses Theiles des Schädels im häutigen Zustande vollendet.

Die weiteren Veränderungen des häutigen Schädels betreffen in erster Linie den vordersten Chorda-freien Abschnitt derselben, der zugleich mit dem Auftreten der Schädelkrümmungen nach und nach immer mehr an Masse zunimmt und schliesslich zu dem ganzen Theile sich gestaltet, der dem vorderen Keilbeine und der Nasengegend entspricht, welchen wir von nun an als Spheno-ethmoidaltheil oder als praechordalen oder (Gegenbaur) praevertebralen Abschnitt bezeichnen wollen.

Um die hierbei stattfindenden Vorgänge richtig würdigen zu können, werfen wir in erster Linie einen Blick auf die Fig. 261. In diesem Zeitpuncte ist der Kopf noch fast ganz gerade und besteht so zu sagen nur aus dem Chorda-führenden Abschnitte, der von dem Puncte *uu'* hinter den Gehörgruben *g*, allwo der Kopf beginnt, bis zu einem Puncte in der Höhe der Buchstaben *ect* unmittelbar vor dem blinden Ende des Vorderdarmes sich erstreckt, während der Chorda-freie Theil des Schädels nur durch die kurze Gegend dargestellt wird, die in der Höhe der Buchstaben *kk* liegt. Auch nachdem die Kopfkrümmung begonnen hat, ändert sich dieses Verhältniss anfänglich noch nicht, wie die Fig. 262 darthut, in welcher das dem Buchstaben *h* entsprechende Stück der Schädelbasis den ganzen späteren Spheno-ethmoidaltheil darstellt, doch zeigt diese Figur eine andere wichtige Umgestaltung gegen früher, nämlich die Bildung einer Leiste an der innern Fläche der Schädelbasis bei *ms*, welchen sogenannten mittleren Schädelbalken Rathke's ich als den vorderen Schädelbalken oder die primitive Sattellehne bezeichnen will.

Während nun der Kopf immer mehr sich krümmt und zugleich der vorderste Theil desselben, entsprechend der mächtigen Vergrösserung des Vorderhirns und Zwischenhirns oder der früheren ersten Hirnblase,

hk vordere Wand derselben Herzkappe, Remak), aus dem Entoderma und der Darmfaserplatte bestehend; *a* Vorhof; *v* Kammer; *ba Bulbus aortae*; *kk* Kopfkappe, aus dem Entoderma allein bestehend; *ks* Kopfscheide des Amnion, aus dem Ectoderma allein bestehend; *mr* Medullarrohr; *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *s* Scheitelhöcker; *ms* mittlerer Schädelbalken Rathke's; *ch* vorderstes Ende der Chorda, an das Ectoderma anstossend; *h* leichte Einbiegung des Ectoderma, aus welcher später die Hypophysis sich bildet.

ansehnlich zunimmt, wächst auch der Spheno-ethmoidaltheil rasch und gestaltet sich je länger je mehr zu einem ansehnlichen Abschnitte des Schädels. Ein solches Zwischenstadium zeigt die Figur 263, in welcher Alles was vor dem Buchstaben *p* gelegen ist, den vergrösserten Spheno-ethmoidaltheil darstellt. Zugleich ergibt diese Figur, dass gleichzeitig mit der Ausdehnung der Schädelbasis nach vorn, auch der vordere Schädelbalken *t* mächtig sich erhebt, während zugleich noch andere Fortsätze an der innern Oberfläche des Schädels dazutreten, die die Schädelhöhle in Unterabtheilungen für die einzelnen Abschnitte des Gehirns sondern. In diesem Stadium ist nun übrigens der Spheno-ethmoidaltheil noch sehr dünn und auch mit dem Spheno-occipitaltheil der Schädelbasis scheinbar ausser aller Verbindung, was daher rührt, dass um diese Zeit eine Ausstülpung der Schlundhöhle (bei *p*) durch die Schädelbasis statt hat, welche zur Bildung eines Theiles der Hypophysis in Beziehung steht. Doch sind diese Verhältnisse nur von kurzer Dauer, indem die Lücke in der *Basis cranii* rasch sich schliesst und der vor derselben gelegene Theil bald mächtig sich verdickt und auch, beim Menschen langsamer, bei Thieren rascher, sich verlängert. Die Fig. 264 zeigt von einem 8 Wochen alten menschlichen Embryo den Spheno-ethmoidaltheil bereits recht gut entwickelt und in ununterbrochener Verbindung mit dem hinteren Theile der Schädelbasis, an welcher ausser dem

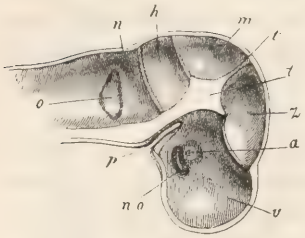


Fig. 263.

Fig. 264.

Fig. 263. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrössert dargestellt. *a* unbestimmt durchschimmerndes Auge; *n o* hohler platter *Nervus opticus*; *v*, *z*, *m*, *h*, *n* Gruben der Schädelhöhle, die das Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn enthalten; *t* vorderer Schädelbalken oder vorderer Theil des *Tentorium cerebelli*; *t'* Schädeldachfortsatz zwischen Zwischenhirn und Mittelhirn; zwischen *m* und *h* das *Tentorium cerebelli*; *p* Ausstülpung der Schlundhöhle, die mit der Bildung der *Hypophysis* in Zusammenhang steht; *o* primitives Gehörbläschen mit einem oberen spitzen Anhange, durchschimmernd.

Fig. 264. Senkrechter Durchschnitt durch den Schädel eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. Die Schädelbasis erhebt sich in der Gegend der spätern Sattellehne in einen grossen mittleren, am Ursprunge im Innern knorpeligen, sonst häutigen Fortsatz, welcher der mittlere Schädelbalken Rathke's ist. Von diesem zieht sich bis zu 2 eine Falte der harten Hirnhaut, das *Tentorium cerebelli*, zu dem auch der häutige Theil des erwähnten Fortsatzes gehört. Die kleine Grube vor dem Tentorium unmittelbar über dem Fortsatze ist für das Mittelhirn (Vierhügel), die grössere Grube zwischen 2 und 3 für das Cerebellum. Bei 3 ist eine

stark entwickelten vorderen Schädelbalken, noch ein von mir vor Jahren schon beschriebener hinterer Fortsatz 4) sichtbar ist, den ich den hinteren Schädelbalken nennen will. Noch deutlicher sind diese Verhältnisse an dem Schädel eines Thieres Fig. 265), bei welchem nun freilich der Ethmoidaltheil der Basis deutlich als Schnauze vortritt.

Der im vorigen beschriebene Schädel mit Ausnahme der zwei zuletzt geschilderten Cranien ist nichts anderes als das sogenannte häutige Primordialcranium, doch ist zu betonen, dass eigentlich nur ein Theil desselben zur Bildung des späteren Schädels verwendet wird. Abgesehen nämlich von einer Schicht, die zu den äusseren Bedeckungen und den Deckknochen des späteren knöchernen Schädels sich gestaltet und jetzt noch nicht deutlich unterscheidbar ist, enthält das häutige Cranium auch die Anlagen aller Hirnhäute in sich und sind namentlich die an demselben beschriebenen Fortsätze nach innen nichts als vergängliche oder bleibende Theile der *Dura* und *Pia mater*. Auch kann man schon in diesem Stadium an vielen Stellen den Antheil

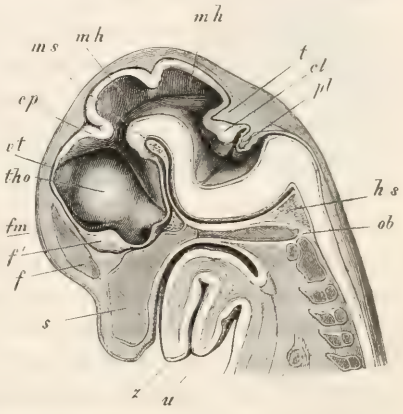


Fig. 265.

Falte der Hirnhaut, die zwischen Cerebellum und *Medulla oblongata* sich einsenkt, für welche letztere die Grube hinter dieser Falte bei 4 bestimmt ist. In diese erhebt sich noch eine kleine Kante der Basis, die unmittelbar hinter dem Pons liegt und dem hintersten Theile der Schädelbasis entspricht. Der grössere Raum der Schädelhöhle vor dem grossen Basilarfortsatze wird nochmals durch eine seitliche Hirnhautfalte bei 1 in zwei Räume geschieden, von denen der vordere das grosse Hirn, der hintere den Sehhügel mit den entsprechenden Basaltheilen (*Tuber cinereum, Hypophysis* etc. enthält. Der vorderste höhere Theil der Schädelbasis ist das Siebbein und der Nasentheil derselben. — Zur bessern Orientirung vergleiche man die spätere Zeichnung des Gehirns eines Embryo aus dem 2. Monate.

Fig. 265. Kopf eines Schafembryo von 3,6 cm Länge Kopflänge 1,46 cm sagittal in der Medianebene durchschnitten, 3mal vergr. *u* Unterkiefer; *z* Zunge; *s Septum narium*; *ob Occipitale basilare*; *tho Thalamus opticus*; *vt* Decke des *Ventriculus tertius*; *Cp Commissura posterior*; *mh* Mittelhirn mit einer zufällig entstandenen Falte; *ms* In der Fortsetzung dieser Linie der mittlere Schädelbalken v. Rathke (vorderer Schädelbalken ich); *hs* hinterer Schädelbalken; *f Falx cerebri*; *f'* Schlussplatte des Vorderhirns; *fm* In der Verlängerung dieser Linie das *Foramen Monroi*, von welchem aus eine Rinne rückwärts und abwärts zum Sehnerven zieht, der hohl ist; *t Tentorium cerebelli*; *cl Cerebellum*; *pl Plexus chorioideus ventriculi IV*.

der einen und der anderen Bildungen ganz deutlich unterscheiden, vor Allem an der Schädelbasis, wo die *Meninx vasculosa* durch eine colossale Entwicklung sich auszeichnet. Der vordere und der hintere Schädelbalken bestehen in ihrer ganzen Dicke aus einem lockeren gefässreichen Gallertgewebe, das später fast ganz *Pia mater* wird und ein ähnliches Gewebe zieht sich auch von einem Balken zum andern längs der Schädelbasis hin und erstreckt sich abwärts vom hinteren Balken bei Säugethieren längs der ganzen hinteren Fläche der Wirbelsäule herab. In diesem Gallertgewebe der Schädelbasis verläuft die *Arteria basilaris* und ihre Aeste und hebe ich besonders hervor, dass dieses Gefäss, wie schon Dursy (No. 94) wusste, den vorderen Schädelbalken in seiner ganzen Höhe durchläuft und erst an dessen oberem Rande in seine Aeste sich theilt.

Sieht man von diesen Theilen ab, die zu den Hirnhäuten und zur äusseren Haut sich gestalten, so bleibt als häutiges Cranium immer noch eine ganz geschlossene Kapsel übrig, die, abgesehen von den Durchtrittsstellen der Nerven und Gefässe, nur an Einer Stelle eine vorübergehende Unterbrechung oder Lücke zeigt, da nämlich, wo der vordere Lappen des Hirnanhanges als eine Ausstülpung aus der Schlundhöhle sich bildet, welche Gegend der späteren *Sella turcica* entspricht. Es schliesst sich jedoch auch diese Gegend bald wieder und kann daher nur vorübergehend von einer Unvollständigkeit des häutigen Cranium die Rede sein. Ebenso wenig wie diese erste Schädelanlage erhebliche Lücken darbietet, zeigt sie auch auffallende Verschiedenheiten mit Hinsicht auf die Dicke ihrer einzelnen Gegenden mit Ausnahme dessen, dass der Spheno-occipitaltheil der Basis der dickste Theil des Ganzen ist, in welcher Beziehung jedoch auch noch zu bemerken ist, dass im Anfange in keiner Weise sich unterscheiden lässt, wie viel auf Rechnung der Hirnhäute, wie viel auf die eigentliche Anlage des Schädels kommt.

Verknorpelung des Schädels.

Die Verknorpelung des Schädels beginnt beim Menschen im zweiten Monate und führt bald einen bedeutenden Theil des häutigen Cranium in einen festeren Zustand über, während der übrige Theil häutig bleibt (Fig. 266). Zu diesem letzteren gehört das ganze Schädeldach und ein erheblicher Theil der Seitentheile, während die Basis fast ganz knorpelig wird. Genauer bezeichnet ist ganz und gar knorpelig das spätere Hinterhauptsbein, die *Pars petrosa* und *mastoidea* des Felsenbeins, das Keilbein mit den grossen und kleinen Flügeln, das Siebbein und die äussere Nase, doch verdienen folgende Puncte als von den Verhältnissen der späteren Zeit abweichend besondere Erwähnung. Erstens ist, gewisse kleine Knorpel am untern Rande des *Septum narium* ausgenommen (s. unten), die ganze Knorpelmasse zusammenhängend und wie

aus einem Gusse, so dass, wenn man von gewissen Theilen der Schädelbasis absieht, die später noch berührt werden sollen, keinerlei Grenzen entsprechend den späteren Trennungen der Knochen sich finden und z. B. auch die knorpelige Nase (Septum und Nasenflügelknorpel) mit den entsprechenden Theilen des knorpeligen Siebbeins unmittelbar verbunden sind und ebenso die *Cartilago petrosa* mit der knorpeligen Schädelbasis und den knorpeligen Seitentheilen. Zweitens ist der knorpelige Schädel ausgedehnter als die entsprechenden gleich genannten knöchernen Theile, in welcher Beziehung besonders auf folgendes aufmerksam zu machen ist. Einmal hängen die Labyrinthe des Siebknorpels mit den *Alae parvae* und dem vorderen Keilbeine durch die Frontalplatte, Spöndli (Orbitalplatte, Dursy) (Fig. 266, *p*) zusammen, so jedoch dass zwischen beiden Theilen eine Lücke, das *Foramen spheno-frontale* Spöndli übrig bleibt. Zweitens verbreitert sich die knorpelige *Pars mastoidea* so weit nach oben in die Parietalgegend hinein, dass füglich von einem Parietalknorpel oder einer knorpeligen Parietalplatte gesprochen werden kann (Fig. 266 *c*). Endlich hängt diese Parietalplatte auch lateralwärts von der *Cartilago petrosa* mit der *Ala magna* und dem hinteren Keilbeinkörper zusammen, so dass auch eine Art rudimentärer knorpeliger *Squama temporalis* hergestellt wird.

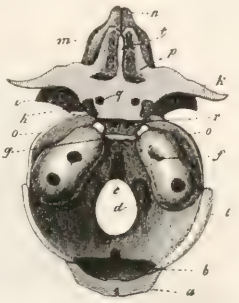


Fig. 266.

Das knorpelige Cranium ist nun übrigens nicht bei allen Geschöpfen so wenig ausgebildet wie beim Menschen. Vor Jahren hat einer meiner Zuhörer, der jetzige Herr Prof. Spöndli in Zürich, Untersuchungen über das Verhalten desselben bei einigen Säugethieren angestellt (l. i. c.), als deren Resultat sich ergab, dass beim Schweine und der Maus die häutigen Stellen des knorpeligen Cranium, die man auch die Fontanellen desselben nennen kann, viel kleiner sind, als beim Menschen, indem bei diesen Thieren das Schädeldach in der Occipitalgegend ganz und in der Parietalgegend fast ganz knorpelig ist, wie aus den beistehenden

Fig. 266. Primordialschädel eines 3 Monate alten menschlichen Embryo von oben; *a* obere Hälfte der *Squama ossis occipitis*; *b* untere Hälfte derselben; *c* knorpelige Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis*; *e Pars basilaris*; *f Pars petrosa* mit dem *Meatus auditorius internus*, *g* Sattellehne, davor zwei Kerne des hintern Keilbeinkörpers, *h* Kerne in den *Processus clinoidei anteriores*; *i* grösstentheils knöcherne *Ala magna*; *k Ala parva*; *l Crista galli*; *m* Labyrinth des Siebbeins; *n* knorpelige Nase; *o* Knorpelstreif zwischen der Parietalplatte und dem Keilbeine; *p* Frontalplatte oder knorpeliger Verbindungsstreif zwischen der *Ala parva* und der *Lamina cribrosa*; *q Foramen opticum*.

Figuren 267, 268, 269 zu erkennen ist, welche das knorpelige Primordialcranium des Schweines in 3 Ansichten wiedergeben. Solche Cranien

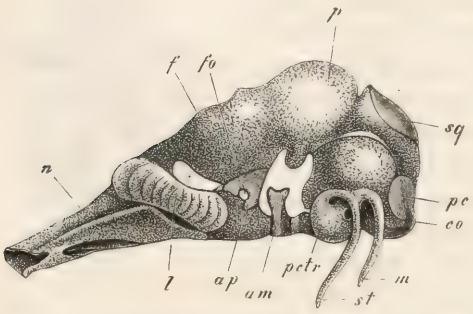


Fig. 267.

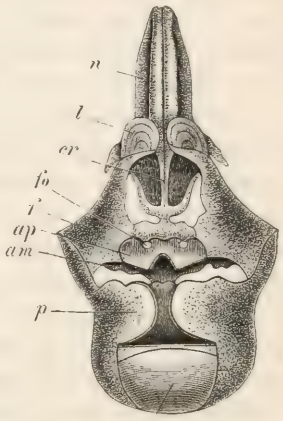


Fig. 268.

stehen daher den knorpeligen Cranien gewisser Fische viel näher als die des Menschen und wäre es gewiss von Interesse die Cranien einer grösseren Reihe von Säugethierembryonen auf diese Verhältnisse zu untersuchen.

Entstehung des knorpeligen Primordialcranium.

Die erste Entstehung des knorpeligen Cranium oder Chondrocranium habe ich bei Kaninchenembryonen genau untersucht. Die Verknorpelung beginnt am 14. und 15. Tage des Fötallebens und ist am 16. Tage der knorpelige Primordialschädel bereits fast ganz angelegt. Das wichtigste Ergebniss meiner Untersuchungen ist, dass die Knorpelbildung an der gesammten Schädelbasis und den unteren Seitentheilen des Schädels, sowie ferner im *Septum narium* und den Seitentheilen der Ethmoidal- und Nasengegend gleichzeitig beginnt, und somit das Chondrocranium auf einmal und wie aus Einem Gusse entsteht, genau in derselben Weise, wie auch jeder Wirbel mit einem Theile seines Bogens als ein einheitliches Gebilde sich entwickelt. Hiermit ist jedoch natürlich nicht

Fig. 267. In Ossification begriffenes Primordialcranium eines 4″ langen Schweineembryo. Nach Spöndli, vergr. *co* Condylus des Occipitale; *pc* Knochenkern des *Occipitale laterale*; *sq* Knochenkern der *Squama occipitalis*; *m* knorpeliger Zitzenfortsatz; *st* Griffelfortsatz; *petr Cartilago petrosa*; *p Cartilago parietalis*; *f Cartilago frontalis*; *am* knöcherne *Ala magna*; *ap* knöcherne *Ala parva* mit *fo Foramen opticum*; *l* Labyrinth des Siebknorpels; *n* knorpelige Nase.

Fig. 268. Derselbe Schädel wie in Fig. 267 von oben. Die Buchstaben wie dort. *cr Lamina cribrosa.*

gesagt, dass der einmal gebildete knorpelige Schädel nicht noch wachse und wird später hierüber noch weiter berichtet werden.

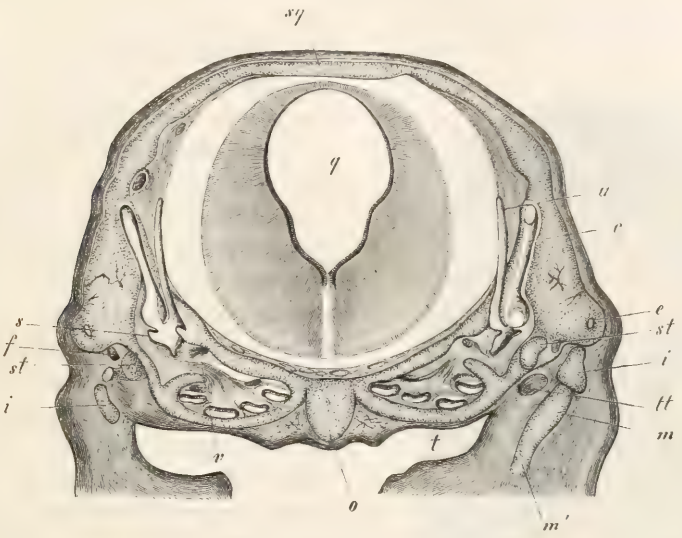


Fig. 269.

Das primitive Chondrocranium umfasst als von Anfang an vereinte Bildungen die schon oben vom Menschen namhaft gemachten Theile und hebe ich nur noch hervor, dass das knorpelige Felsenbein (*Cartilago petrosa et mastoidea*) nicht als isolirte Bildung auftritt, sondern von vorn herein mit den *Occipitalia lateralia* und, wenigstens beim Menschen, durch eine knorpelige Squama mit den *Alae magnae* (Fig. 266) und beim Schweine auch mit den *Alae parvae* und der *Cartilago parietalis* zusammenhängt (Fig. 269). Dagegen sind die *Cartilagines petrosae* bei gewissen Säugern (Fig. 269) wenigstens anfänglich nicht mit dem *Occipitale basilare* vereint und treten erst nachträglich mit demselben in Verbindung (Fig. 155 der 1. Aufl., was jedoch nicht für den Menschen gilt, indem bei diesem der Basilarknorpel und die *Cartilagines petrosae* von Anfang an zusammenhängen (Fig. 154 d. 1. Aufl.). Als selbständig auftretende

Fig. 269. Querschnitt des Schädels eines Schweineembryo von 3cm Länge in der Gegend der *Cartilago petrosa*, Vergr. 10mal. *o Occipitale basilare* mit der Chorda; zu beiden Seiten die knorpelige Schnecke; *t Tuba Eustachii; m* Theil der Anlage des Hammers; *m' Cartilago Meckelii; i* Ambos, *st Stapes; tt Tensor tympani; e Canalis semicircularis externus; c Canalis semicircularis anterior* mit *Vestibulum; a Aquaeductus vestibuli; v Nervus vestibuli; f Facialis; s Sacculus; sq Squama occipitalis cartilaginea; q Ventriculus quartus* mit der *Med. oblongata*.

Bildungen des Chondrocranium erscheinen der Steigbügel, der Ambos, der Hammer mit dem Meckel'schen Knorpel und vielleicht die Pflugschaarknorpel Figur 270 , zwei kleine Knorpel am vorderen unteren Rande des *Septum narium*.

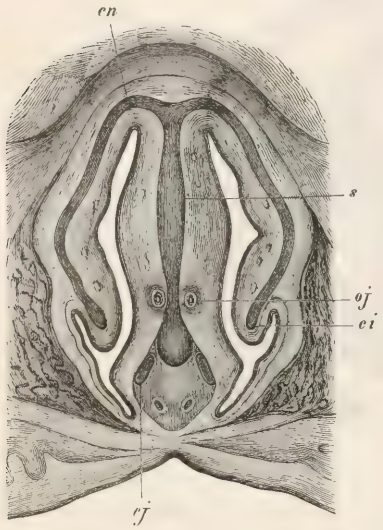


Fig. 270.

Als besonders beachtenswerth hebe ich ferner hervor erstens dass das fertige Chondrocranium in der Gegend des Türkensattels keine Lücke hat, wie das häutige Cranium, da zur Zeit der Verknorpelung des Schädels die Lücke entweder bereits verschwunden ist oder wenigstens bald sich schliesst (Vergl. Fig. 275, 276, 277) und zweitens dass die Schädelbasis vor dem Türkensattel zu keiner Zeit paarige, der Länge nach verlaufende Bildungen zeigt, die eine Lücke zwischen sich lassen. Solche Bildungen, welche Rathke seiner Zeit unter dem Namen der seitlichen Schädelbalken beschrieben hat, die von der Gegend des Türkensattels ausgehen und im vorderen Theile der Spheno-ethmoidalregion des Schädels unter einander sich vereinigen sollen, kommen wohl bei gewissen niederen Wirbelthieren im knorpeligen Zustande vor, fehlen dagegen bei den Säugethieren und beim Menschen ganz und gar. Das einzige, was hier im häutigen Zustande des Schädels an solche paarige Anlagen erinnern könnte, findet sich zur Zeit der Bildung der Hypophysis, indem die Lücke, durch welche die Hypophysistasche in die Schädelhöhle dringt, durch zwei Seitenmassen begrenzt wird, die vor und hinter der Ausstülpung zusammenstossen, allein diese Bildungen hängen seitlich mit den übrigen Theilen der häutigen Schädelbasis zusammen und sind keine selbständigen morphologischen Bildungen. Noch weniger finden sich zur Zeit der Verknorpelung paarige Knorpelstreifen in der Basis des Spheno-ethmoidaltheiles des Schädels der Säugethiere und des Menschen und muss ich den widersprechenden Angaben von Parker (skull of the pig) und Callender (No. 85)

Fig. 270. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines 4 monatlichen menschlichen Embryo, 8mal vergr. *s Septum narium cartilagineum; cn Cartilago lateralis narium; ei Cartilago conchae inferioris; cj* Pflugschaarknorpel (*Cartilago Jacobsonii*); *oJ Organon Jacobsonii.*

aufs entschiedenste entgegentreten. Ich habe den Schädel des Kaninchens zur Zeit der ersten Verknorpelung Schritt für Schritt untersucht und das *Sphenoidale anterius* und seine Fortsetzung, das *Septum narium*, stets einfach gefunden. Ich bestreite daher das Vorkommen der sogenannten *Trabeculae cranii* für die Säugethiere, und werden mit dem Nachweise von deren Nichtexistenz auch die Darstellungen hinfällig, welche nach dem Vorgange von Huxley Proc. of the zool. Soc. 1874 und Journal of Anat. Vol. X. 1876 pg. 417) in denselben ein vorderstes Visceralbogenpaar finden wollten Parker, Callender). Anschauungen, die übrigens auch für die Geschöpfe, die knorpelige Trabeculae haben, nicht angenommen werden können, indem die genannten Theile das vorderste Ende der eigentlichen Schädelbasis darstellen. — Wenn ich vorhin bemerkte, dass das *Septum narium* stets einfach sei, so habe ich den Widerspruch zu erklären, in dem ich mich mit den Angaben von Dursy befinde, der den vordersten Theil des *Septum narium* als doppelt beschreibt und abbildet Taf. IV. Fig. 1) und als Grundform der Nasenhöhlen zwei nebeneinander liegende Röhren annimmt, die mit ihren medianen Wänden zur Scheidewand verschmelzen S. 196). Die Untersuchung menschlicher Embryonen hat mir ergeben, dass das, was Dursy als doppeltes *Septum cartilagineum* abbildet, die seitlichen Nasenknorpel sind, die ganz vorn von dem stets einfach bleibenden Septum sich lösen, mit den medialen Enden ventralwärts sich krümmen und schliesslich als zwei lateralwärts ausgeschweifte Platten enden, deren genauere Gestalt von keiner solchen Wichtigkeit ist, dass sie hier beschrieben zu werden verdiente. Noch beim Erwachsenen stellen übrigens die *Cartilagines alares* in ihrem Verhalten zum Septum fast dasselbe dar, was beim Fötus sich findet.

Der histologische Vorgang bei der Verknorpelung ist sehr einfach. Erst vermehren sich an allen Stellen, die knorpelig werden wollen, die zelligen Elemente und werden die betreffenden Theile dichter und mehr undurchsichtig; in zweiter Linie tritt zwischen den Zellen eine anfangs spärliche, dann immer reichlichere Zwischensubstanz auf, während die Elemente selbst sich vergrössern und nach und nach zu hellen Bläschen werden, womit dann das Gewebe heller und heller wird und der Knorpel gegeben ist.

Das einmal angelegte knorpelige Primordialcranium wächst nicht nur nach allen Richtungen, sondern ändert auch seine Form, setzt neue Theile an und verliert andere. An der Schädelbasis zeigt sich besonders eine einfache Vergrösserung der einmal angelegten Theile, die im Längen- und Höhenwachsthume der Nasenscheidewand und in der Vergrösserung der *Cartilago petrosa* ihren beredtesten Ausdruck findet. Doch zeigen sich auch hier neue Theile, wie vor allem die Sattellehne, die bei

der ersten Verknorpelung kaum angelegt ist. Auffallender sind die Veränderungen der seitlichen Knorpeltheile, von denen die Labyrinthe des Siebbeines und die seitlichen Nasengegenden die weitgehendsten Umbildungen zeigen. Dieselben bestehen in localen Wucherungen, in Folge welcher die Muscheln entstehen und die Nebenhöhlen der Nase. Erstere treten ganz bestimmt als locale, in bestimmten Richtungen vor sich gehende Wucherungen der knorpeligen Seitenwand der Nase auf, mit denen die Schleimhaut stets gleichen Schritt hält. Von den Nebenhöhlen der Nase hat Dursy zuerst gezeigt, dass dieselben alle in erster Linie als von Knorpel umgebene Ausbuchtungen der Schleimhaut entstehen und anfangs knöcherner Hüllen ganz entbehren (Siehe bei Dursy l.c. bes. Taf. IV. Fig. 11, Taf. V. Fig. 13, Taf. VII. Fig. 10, 14, Taf. VIII. Fig. 8, Taf. IX. Fig. 6). So stellen die primitiven *Sinus sphenoidales* anfangs nichts anderes dar, als die hintersten Enden der Labyrinthe des Ethmoidalknorpels und liegen einfach neben dem knorpeligen vorderen Keilbeinkörper, ohne die geringsten Beziehungen zu demselben zu zeigen. In derselben Weise besitzen die Knorpelkapseln des *Sinus maxillaris* anfangs keine Berührungspuncte mit dem Oberkiefer u. s. w. Die genaueren Vorgänge bei der Bildung dieser von Knorpelkapseln umgebenen Nebenhöhlen der Nase sind übrigens noch zu untersuchen und scheint mir auf jeden Fall Dursy's Annahme, dass bei derselben eine durch die

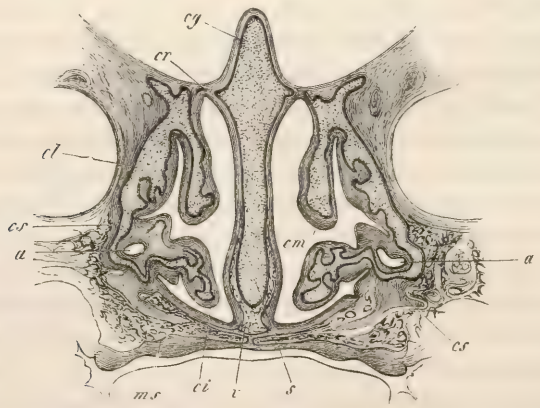


Fig. 271.

Fig. 271. Frontalschnitt durch die Nasenhöhlen eines menschlichen Embryo von 5 Monaten in der Gegend des *Antrum Highmori*. Zur Seite die Augenhöhlen, unten die Mundhöhle. Vergr. 4mal. *Cg Crista galli; cr Foramina cribrosa; cl* seitliche Nasenknorpel; *cs* Knorpel des *Sinus maxillaris; a Antrum Highmori; cm Concha media; ci Concha inferior; ms Maxilla superior; s Septum cartilagineum.*

wuchernde Mucosa bedingte Resorption des Knorpels das Hauptmoment sei, nicht ausreichend. Eine genaue Prüfung der *Sinus maxillares* bei menschlichen Embryonen des 4. und 5. Monates ergibt (Figur 271), dass bei der Entstehung der Knorpelkapseln dieser Höhlen auf jeden Fall die Seitenwandknorpel der Nase mächtig wuchern und nicht nur an Ausdehnung, sondern auch an Masse gewinnen. Es scheint mir somit von vorne herein die Annahme einer Resorption von Knorpel keine grosse Wahrscheinlichkeit für sich zu haben; wohl aber kann man zugeben, dass die wuchernde Schleimhaut formend auf den Knorpel einwirkt und die typischen Ausbuchtungen desselben hervorbringt.

Als weitere Beispiele von Umgestaltungen des Chondrocranium hebe ich hervor, dass in der Hinterhaupts- und Parietalgegend der Knorpel anfangs nicht über die unteren Seitentheile hervorgeht und erst später langsam gegen die obere Mittellinie heranwächst, so dass beim Occipitale schliesslich auch eine Vereinigung der Gelenktheile durch eine *Squama cartilaginea* und weiter vorn knorpelige Parietalplatten ähnlich wie beim Schweine sich bilden. Diese letztgenannten Vorgänge erscheinen von besonderem Interesse, weil sie eine Uebereinstimmung des Schädels mit den Wirbeln in der Entwicklung herstellen, welche letzteren bei der ersten Knorpelanlage auch gleich mit dem Körper einen Theil der Bogen bilden, den Schlusstheil dieser jedoch mit den Dornen erst später ansetzen.

Verhalten der Chorda in der Schädelbasis.

Es erübrigt nun noch das Verhalten der *Chorda dorsalis* in der Schädelbasis zu schildern. Wie wir schon oben sahen reicht die Chorda niemals bis zum vordersten Schädelende wie Dursy behauptet, endet vielmehr etwas hinter demselben in einer Gegend, die später, noch vor dem Eintritte der Kopfkrümmung, als dem hintersten Theile des Vorderhirns entsprechend zu erkennen ist. Von einem Chordaknopfe (Dursy) finde ich ebenso wenig eine bestimmte Andeutung wie Mihalkovics (No. 154), dessen Darstellungen dieser Verhältnisse ich mich vollkommen anschliesse. So wie die Kopfkrümmung sich einstellt zeigt die Chorda die in der Figur 272 dargestellten Verhältnisse, mit andern Worten es krümmt sich dieselbe mit dem ganzen Kopfe und endet, das blinde Ende des Vorderdarmes umkreisend, am Ectoderma der Schädelbasis unmittelbar vor der Stelle, wo später die Mundöffnung sich bildet und hinter dem Puncte, wo dasselbe Ectoderma die oben schon berührte Hypophysisausstülpung bildet. Die weitere Entwicklung der Chorda in der Schädelbasis ist bei Vögeln und Säugethieren etwas verschieden (S. d. Anm.) und erwähne ich hier nur, dass dieselbe bei den letzten Geschöpfen später eigenthümliche Anschwellungen zeigt, wie in den Intervertebralgegenden der Wirbelsäule, und an gewissen Stellen lange sich erhält.

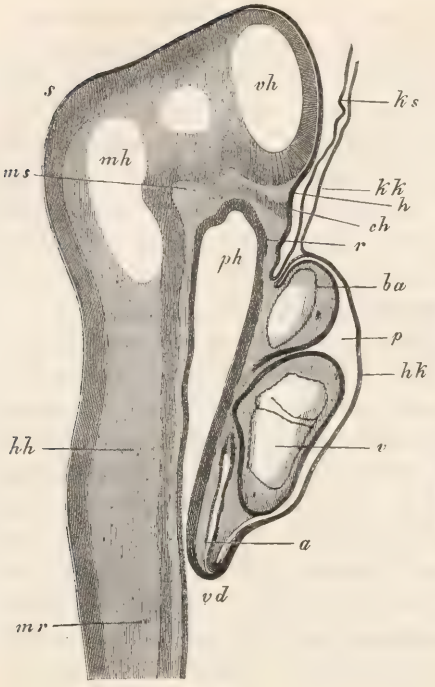


Fig. 272.

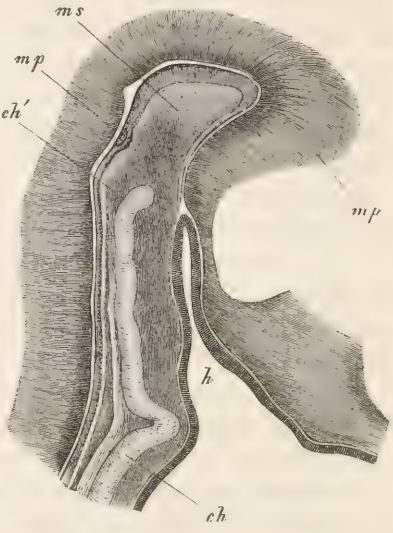


Fig. 273.

Chorda im Schädel.

Anmerkung. Ich gebe hier noch eine Reihe Einzelheiten über das Verhalten der Chorda im Schädel und betone zuerst, dass das vordere Chordaende beim Hühnchen und bei Säugethieren verschieden sich verhält. Beim Hühnchen nämlich dringt die Chorda mit in den vorderen Schädelbalken hinein und endet in einem gewissen Stadium abgerundet und ohne Verbindung mit dem Ectoderma über der Hypophysisausstülpung, wie

Fig. 272. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. *ph* Schlund; *vd* vordere Darmpforte; *r* Rachenhaut; *p* Parietalhöhle; *hk* vordere Wand derselben (Herzkappe, Remak), aus dem Entoderma und der Darmfaserplatte bestehend; *a* Vorhof; *v* Kammer; *ba Bulbus aortae*; *kk* Kopfkappe, aus dem Entoderma allein bestehend; *ks* Kopfscheide des Amnion, aus dem Ectoderma allein bestehend; *mr* Medullarrohr; *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *s* Scheitelhöcker; *ms* mittlerer Schädelbalken Rathke's; *ch* vorderstes Ende der Chorda, an das Ectoderma anstossend; *h* leichte Einbiegung des Ectoderma, aus welcher später die Hypophysis sich bildet. Vergr. 55.

Fig. 273. Sagittalschnitt durch den mittleren Schädelbalken eines Hühnchens von 4 Tagen 43 mal vergr. *h* Hypophysisausstülpung des Ectoderma der Schädelbasis 0,71 mm lang; *ch* Chorda von hinten her aus der Schädelbasis in den vorderen Schädelbalken *ms* eintretend; *ch'* Abgerundetes Ende der Chorda; *mp* Wand des Medullarrohres.

die Figur 273 dies darstellt. In diesem Falle maass die Chorda in der Schädelbasis 91 μ und am abgerundeten Ende 81 μ und war nur 0,42 mm vom oberen Ende des 1,28 mm hohen vorderen Schädelbalkens entfernt. Bei einem Hühnchen von 5 Tagen betrug die Chorda in der Wirbelsäule 0,21 mm. In der *Basis cranii* verlief dieselbe, auf 0,16 mm verschmälert, stark geschlängelt und lag im vorderen Schädelbalken an der hinteren Fläche des dichteren Gewebes desselben auf 0,10 und 0,08 mm sich verdünnend, um schliesslich mit einem umgebogenen Ende von 0,054 mm in der Höhe der 0,68 mm langen Hypophysisausstülpung zu enden. Bei einem zweiten Hühnchen von 5 Tagen maass der mittlere Balken 1,71 mm, die Hypophysistasche 0,85 mm und endete die Chorda hackenförmig umgebogen und 45 μ breit in 0,62 mm Entfernung vom freien Rande des vorderen Schädelbalkens.

Ausser diesen jüngeren Embryonen untersuchte ich noch ein Hühnchen von 14 Tagen, das Folgendes zeigte. In der Schädelbasis tritt die Chorda allmälig an die obere Seite aus dem Knorpel heraus und endet hackenförmig und verdickt, jedoch zuletzt noch in eine kurze Spitze ausgezogen, über der Sattellehne, dicht am untersten Ende des Infundibulum gelegen. Ihre Dimensionen sind im Epistropheus 0,091 mm; im *Occipitale basilare*, dessen Dicke in der Mitte und vorn 0,16—0,21 mm betrug, hinten 0,16 mm, vorn 0,075—0,081 mm; in der Sattellehne erst 0,108, dann 0,054 mm und am Endknopfe 0,10 mm.

Von jungen Säugethierembryonen habe ich nur das Kaninchen untersucht und bei diesem wesentlich dieselben Resultate erhalten, wie Mihalkovics. Bei diesem Thiere tritt die Chorda niemals in den vorderen Schädelbalken hinein, sondern endet in einer Gegend, die später als knorpelige Sattellehne erscheint. Nach ihrem Eintritte aus dem *Ligamentum dentis*, woselbst sie eine Verbreiterung besitzt, in das *Occipitale basilare* läuft sie erst aufwärts und zwar so, dass sie in einzelnen Fällen bis dicht unter das Perichondrium gelangt, dann wieder abwärts (ventralwärts), wobei sie immer aus dem Basilarknorpel herauszutreten scheint, um dann schliesslich wieder, dicht hinter der Sattellehne in den Knorpel hinein zu gelangen, wo dieselbe geschlängelt verläuft und schliesslich in der Sattellehne hackenförmig umgebogen und dem Perichondrium des Sattels mehr weniger nahe endet, wie die Figur 274 es darstellt. Die Durchmesser der Chorda in der Schädelbasis sind beim Kaninchen folgende. Bei einem Embryo von 12 Tagen, dessen Schädel noch ganz häutig war, 7—11 μ; bei einem Embryo von 14 Tagen zusammen mit ihrer Scheide in einem Falle 17 μ, in einem zweiten an den dicksten Stellen 32 μ. Bei einem Embryo von 16 Tagen misst die Chorda im Epistropheus 5—10 μ und mit der Scheide 32—37 μ; in einer regelrecht zwischen Epistropheus und Zahn vorkommenden Anschwellung (s. auch Mihalkovics Fig. 13) 32 μ und mit der Scheide 43—48 μ; im Zahne selbst 10—16 μ und mit der Scheide 43 μ; im *Lig. dentis* in einer näher am *Occipitale basilare* vorkommenden Anschwellung 64—70 μ; in der Schädelbasis erst 32—34 μ und am Ende 43 μ.

Von älteren Kaninchenembryonen habe ich nur einen fast ausgetragenen von 6 cm Länge und 24 Tagen untersucht. Hier maass die Chordaverbreiterung zwischen dem 2. und 3. Halswirbel 0,4 mm, diejenige zwischen den zwei Theilen des Epistropheus 0,13; über und unter der Ossification im Zahn

maass die Chorda 48 μ. Im *Ligamentum dentis* und im hinteren Theile der in der ganzen Dicke verknöcherten *Pars basilaris ossis occipitis* konnte ich die

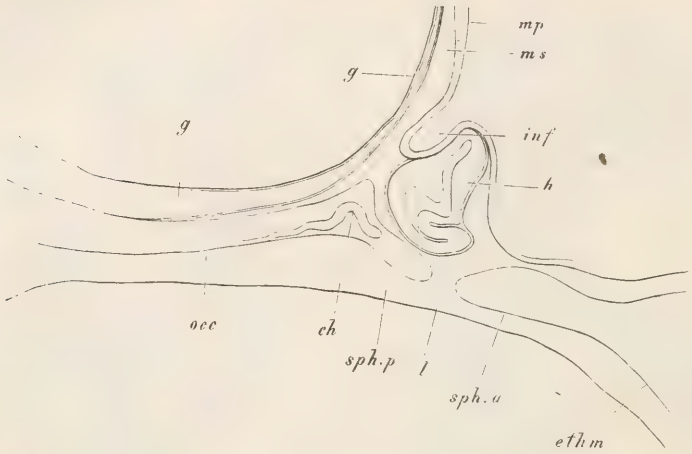


Fig. 274.

Chorda nicht finden, dagegen war sie im Bereiche der vorderen Hälfte des genannten Knochenkernes an der unteren Seite desselben zwischen ihm und dem Perichondrium vorhanden. In der *Synchondrosis spheno-occipitalis* verlief die Chorda so wie die Fig. 275 vom Schweine es darstellt und besass etwas hinter der Mitte derselben eine Anschwellung von 81—100 μ, zu der weiter vorn noch eine kleinere Anschwellung sich gesellen konnte. Das letzte Ende stieg bis zu 16—20 μ verfeinert in die Basis der Sattellehne und bog sich dann hackenförmig nach unten und vorn um, um dicht am Perichondrium der vorderen Fläche derselben zu enden.

Bei einem Schweineembryo von 19 mm Länge, bei dem die *Basis cranii* eben in Verknorpelung begriffen ist, misst die Chorda in derselben 48—60 μ, zeigt keine Anschwellungen und verläuft mit den typischen Krümmungen aber ohne stärkere Excursionen und so dass sie mehr die Mitte des Knorpels hält.

Ganz anders verhielt sich dagegen die Chorda bei einem Schweineembryo von 3,2 cm, dessen Schädelbasis noch rein knorpelig war (Figur 275). Aus dem Zahne, in dessen Mitte dieselbe eine Verbreiterung von 0,162 mm (mit Inbegriff der Scheide) besass, lief dieselbe 0,048 mm dick in das *Lig. dentis* ein und verbreiterte sich hier sofort in einer Strecke von 0,48 mm Länge auf 0,054—0,064 mm. Hierbei lag sie dem *Occipitale basilare* dicht an und zog um dessen obere hintere Wölbung herum, um dann in 0,64 mm Entfernung

Fig. 274. Sagittalschnitt durch einen Theil der Schädelbasis eines 16 Tage alten Kaninchens (bez. C 41) Vergr. 30. *occ Occipitale basilare; sph.p Sphenoidale posterius; ch* Chordaende; *sph.a Sphenoidale anterius; ethm Ethmoidale; l* Lücke in der knorpeligen Schädelbasis; *h Hypophysis; inf Infundibulum; mp* Medullarplatte, Wand des 3. Ventrikels; *ms* vorderer Schädelbalken; *g* Gallertiges Bindegewebe auf der Schädelbasis, in dem die *Arteria basilaris* und ihre Aeste verlaufen.

vom hintersten Ende des genannten Knorpels in denselben sich einzusenken. Der eigenthümliche S förmige Verlauf im *Occipitale basilare* und *Sphenoidale posterius* ist aus der Figur hinreichend klar und betone ich daher nur folgendes.

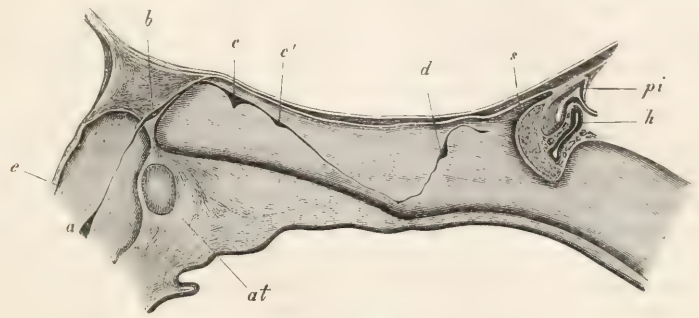


Fig. 275.

Einmal fanden sich in der Schädelbasis noch zwei sehr deutliche Anschwellungen und zwar eine erste von 0,16 mm, die occipitale Anschwellung, gleich nach dem Eintritte der Chorda in die Schädelbasis und eine zweite sphenoidale von 0,108 mm Breite in 0,62 mm Entfernung von der hintern Wand des Türkensattels. Zwischen diesen beiden Anschwellungen maass die Chorda im Allgemeinen nicht mehr als 22 μ, doch war der ganze hintere absteigende Theil derselben bis zu 64 und 70 μ verbreitert und liess selbst Andeutungen von Einer oder zwei weiteren Anschwellungen erkennen. In Betreff der beiden typischen Anschwellungen ist noch hervorzuheben, dass dieselben in Betreff ihres Baues ganz mit den intervertebralen Anschwellungen der Chorda übereinstimmen, wie sie die Figur 251 darstellt.

Das Ende der Chorda anlangend, so steigt dieselbe vor der sphenoidalen Anschwellung zuerst bis an die Oberfläche des Knorpels dicht unter das Perichondrium des Clivus, so dass sie nur 0,06 mm von der *Arteria basilaris* entfernt ist. Hierauf wendet sich dieselbe wieder abwärts gegen den Sattel und endet dicht am Perichondrium der vorderen Wand der Sattellehne abgerundet und kaum verbreitert 32—36 μ dick.

Im Ganzen Aehnliches zeigten auch Schweineembryonen von 5,7 cm, nur dass die Chordaanschwellungen viel stärker waren und ausserdem auch die Zahl derselben in der Schädelbasis vermehrt war. Letzteres anlangend so besass die Chorda im Bereiche des bereits in Verknöcherung begriffenen Basilarknorpels in Einem Falle vier Anschwellungen, von denen die ersten zwei besser ausgeprägt waren, als die andern, in einem zweiten Falle drei Verbreiterungen. Der Verlauf der Chorda im Schädel war so wie die Fig. 275 den-

Fig. 275. Sagittaler Schnitt durch den hinteren Theil der Schädelbasis eines Schweineembryo von 3,2 cm, 13,3 mal vergr. *e* Zahn des *Epistropheus*; *at* Atlas; *a* Anschwellung der Chorda zwischen dem Körper und dem Zahne des *Epistropheus*; *b* Anschwellung der Chorda im *Ligam. suspensorium dentis*; *c* Anschwellung der Chorda im hinteren Theile des *Occipitale basilare*; *c'* kleine Chordaverbreiterung davor; *d* Chordaanschwellung in der spheno-occipitalen Gegend der knorpeligen Schädelbasis; *h* Hypophysis mit einer Höhle und einigen Läppchen, darunter Gefässgeflechte; *pi Processus infundibuli* des Gehirns; *s* Sattellehne.

selben zeigt und ist nur die Lage der Anschwellungen zum Knochenkerne des *Occipitale basilare* der Erwähnung werth. Im ersten Falle lag die erste Anschwellung an der dorsalen Seite zwischen dem Basilarknorpel und seinem Perichondrium, die zweite und dritte im Knorpel dicht über dem Verknöcherungspuncte, die 4. und eine Andeutung einer 5. im Knochenpuncte selbst, den die Chorda in schiefer Richtung von der Dorsalseite nach der Ventralseite durchzog. Im zweiten Falle befanden sich die ersten zwei grossen Anschwellungen im Knorpel über dem Knochenpuncte und die dritte kleinere in diesem selbst. In beiden Fällen war die Chorda da, wo sie aus dem basilaren Knochenkerne heraustrat, sehr schmal, schwoll dann aber in der *Synchondrosis spheno-occipitalis* zu einem mächtigen Kerne an, der bereits Andeutungen einer Umwandlung in eine in der Längsrichtung comprimirte Platte zeigte. Vor diesem Gebilde fand sich nur in Einem Falle noch eine kleine Verbreiterung dicht am Perichondrium des Clivus. Die Maasse der einzelnen Theile der Chorda bei diesen Embryonen gebe ich für Einen Fall: Anschwellung zwischen dem 2. und 3. Halswirbel 0,53 mm; Anschwellung im Epistropheus, der nur einen unteren Kern hat, 0,19 mm; Anschwellung im *Lig. dentis* 0,13 mm; erste Occipitalanschwellung 0,16 mm; zweite solche 0,14 mm; dritte 0,15 mm; vierte 0,12 mm. Spheno-occipitale Anschwellung 0,37 mm hoch, 0,32 mm breit; Chorda vor und hinter dieser Anschwellung 0,037—0,054 mm.

Schweineembryonen von 12 und 16 cm endlich zeigten die Chorda nur noch in den nicht verknöcherten Stellen. Bei einem Embryo von 12 cm besass die *Synchondrosis spheno-occipitalis* nahezu den Bau eines *Lig. intervertebrale* (Fig. 276) und bestand in der Mitte aus einem senkrecht streifigen Knorpel mit kleinen Zellen, der in einer platten Höhle von 0,9 mm Höhe und 0,19 mm Grösse im *Diameter anterior-posterior* einen grossen Chordarest mit blasigen Zellen enthielt. Ein Embryo von 16 cm zeigte eine Chordaanschwellung von 0,34 mm zwischen dem obern und untern Kerne des Epistropheus und eine zweite grössere von 0,85—0,96 mm lag in der *Synchondrosis spheno-basilaris* mehr nach hinten zu. Anfänglich 0,8 mm von der oberen Fläche des Knorpels entfernt, rückte dieselbe bald bis dicht an den Clivus heran, so dass schliesslich nur eine dünne Knorpellage von 80 μ sie von dem innern Perichondrium trennte. Von dieser Chordaanschwellung aus ging dann noch ein ganz dünner Faden von 4,2 μ gegen die Sattellehne, der allmälig bis auf 0,2 mm von der Clivusfläche sich entfernte und dann dem Blicke sich entzog.

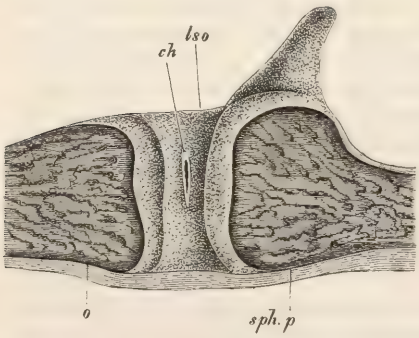


Fig. 276.

Fig. 276. Sagittalschnitt durch die *Synchondrosis spheno-occipitalis* eines Schweineembryo von 12 cm Länge. Vergr. 7,5 mal. *c Occipitale basilare; lso Ligamentum intervertebrale spheno-occipitale; ch* Chordarest darin; *s* Sattellehne; *sph.p Sphenoidale posterius.*

Von Säugethieren habe ich endlich noch Schafembryonen von 3,0—3,5 cm Länge geprüft, deren Verhältnisse von denen des Schweines in Einigem abweichen. Im Epistropheus ist die Anschwellung der Chorda nur sehr unbedeutend (von 54 μ und ebenso im *Lig. dentis* (48 μ). Von hier aus verläuft der Strang in einer Stärke von 16—21 μ auf einer Strecke von 1,64 mm auf der oberen Fläche des Basilarknorpels z. Th. im Perichondrium, z. Th. zwischen diesem und dem Knorpel und senkt sich dann erst in den Knorpel ein, um bis etwa unter die Mitte desselben zu verlaufen und dann wieder steil gegen die Basis der Sattellehne sich heraufzubiegen. In einer Entfernung von 0,42 mm vom Sattel erreicht dieselbe die obere Fläche des Knorpels, senkt sich jedoch an der Basis der Sattellehne sofort wieder in denselben hinein und endet auf 60 μ verbreitert und abgerundet dicht am Perichondrium des Sattels. Abgesehen von dieser Stelle zeigt die Chorda in der ganzen knorpeligen Basis keine deutliche Verbreiterung und misst von 37—48 μ.

Von menschlichen Embryonen habe ich solche von 3, 4 und 7 Monaten untersucht. Bei den jüngeren Embryonen (Figur 277) waren 2 Anschwellungen da, eine occipitale und eine sphenoidale. Die Chorda trat

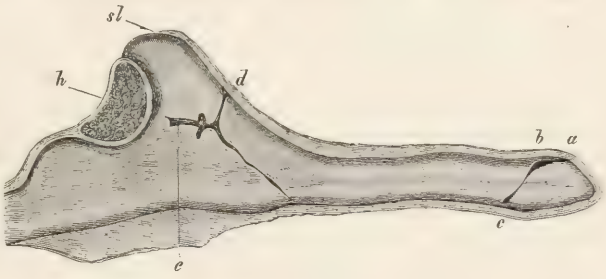


Fig. 277.

an der dorsalen Seite des nahezu hintersten Endes des Basilarknorpels in denselben ein und senkte sich nach kurzem Verlaufe in den Knochenkern, woselbst sie eine halb im Knorpel, halb im Verknöcherten liegende Anschwellung von 0,1 mm bildete, um dann steil abwärts gegen die untere Seite des Knochenkerns bis zum Perichondrium zu verlaufen, in dem ich sie nicht weiter zu finden vermochte. Da sie jedoch vor dem Knochenkerne des *Occipitale basilare* wieder vom Perichondrium aus in den spheno-occipitalen Knorpel eindrang, so ist zu vermuthen, dass sie zwischen den beiden genannten Puncten im Perichondrium verläuft, wie so etwas auch an der oberen Seite sich findet. Im spheno-occipitalen Knorpel besass die Chorda bei beiden Embryonen sehr unregelmässige, nicht näher zu beschreibende Verbreiterungen und Schlängelungen, deren Dicke bis zu 0,16 und darüber anstieg, und verlief z. Th. gegen die vordere Fläche der Sattellehne, z. Th. gegen den Clivus, den sie auch in einem Falle erreichte.

Fig. 277. Sagittalschnitt des hinteren Theiles der Schädelbasis eines menschlichen Embryo von 3 Monaten. Vergr. 10,3 mal. *a* Eintrittsstelle der Chorda an der oberen Seite des Hinterhauptsknorpels; *b* Anschwellung derselben im Knorpel; *c* Chorda an der unteren Seite der *Basis cranii*; *d* Endigung eines Ausläufers der Chorda am Clivus; *e* Anschwellung der Chorda im Innern des Knorpels der Sattellehne; *h* Hypophysis.

Bei dem Embryo von 7 Monaten fand ich die Chorda in der Schädelbasis und in der *Synchondrosis spheno-occipitalis*, die noch entschiedener faserig war als beim Schweine und bildete dieselbe hier eine über der Mitte des Knorpels gelegene platte Anschwellung von 1,7 mm Höhe und 0,37 mm grösster Dicke (Länge), von welcher aus ein Strang in die Sattellehne sich erstreckte, der im Allgemeinen den hinteren Grenzen des hinteren Keilbeins parallel lief, von 0,14—0,42 mm Dicke besass und in 1,9 mm Entfernung von der vorderen Fläche der Sattellehne und 0,96 mm Abstand vom Clivus endigte, dem derselbe übrigens weiter hinten bis auf 0,42 mm nahe lag. Dass dieser Chordarest auch noch bei Neugeborenen und Kindern sich findet, wissen wir aus H. Müller's Untersuchungen, und hat derselbe auch darauf aufmerksam gemacht, dass die von Virchow, Luschka und Zenker beschriebenen Gallertgeschwülste am Clivus von Erwachsenen in directer Beziehung zur Chorda stehen und Hypertrophien der Chordareste sind.

Ich füge hier noch einige Bemerkungen über den Spheno-ethmoidaltheil der Schädelbasis an. Die oben erwähnten paarigen Knorpelbalken (seitliche Schädelbalken Rathke), die bei niedern Wirbelthieren in dieser Gegend bei Embryonen und zum Theil zeitlebens sich finden, haben nicht nur, wie wir schon sahen, die Deutung von Visceralbogen erhalten (Huxley, Parker), sondern sind in neuester Zeit von Götte gerade umgekehrt für obere Bogen erklärt worden (No. 23 S. 629 flgde), womit nun wohl alle Möglichkeiten der Deutung erschöpft sind. Ich stütze mich bei der Annahme, dass das *Sphenoidale anterius* und das *Septum narium* der höheren Wirbelthiere und die entsprechenden knorpeligen Bildungen der niederen Wirbelthiere, mögen dieselben einfach oder theilweise paarig sein, als chordafreie Theile der Schädelbasis zu deuten sind, auf Folgendes. Es ist, wie Untersuchungen am Hühnchen lehren, unzweifelhaft, dass der vorderste Theil der Basis der Kopfanlage zu einer Zeit, wo das Gehirn noch eine weit offene Rinne darstellt, wie in Fig. 39, die unmittelbare Fortsetzung des Theiles bildet, der das Ende der Chorda und die Urwirbelplatten enthält, und eben so sicher ist es, dass die gesammte Kopfbasis aus dem vordersten Theile des Primitivstreifens und den angrenzenden Theilen des mittleren Keimblattes, so weit sie der Stammzone angehören, sich hervorbildet (s. § 10). Da nun alle diese Theile von der Chordaspitze an nach rückwärts einzig und allein in Axengebilde (Chorda, Urwirbel, Urwirbelplatten des Kopfes) sich umbilden, so ist klar, dass auch der vorderste chordafreie Abschnitt der Kopfanlage keine andere Bedeutung haben kann. Ferner beachte man, dass dieser Theil der Kopfbasis schon in dieser frühesten Zeit Ausläufer nach oben oder Bogentheile entwickelt, welche dann auch das primitive Hirnende oben umwachsen, lange bevor die Hemisphären, ja selbst die Augenblasen hervorsprossen, wie dies die Fig. 77 und 78 deutlich genug lehren. Diesem zufolge halte ich die Götte'sche Aufstellung für nicht begründet, viel weniger als die von Huxley, zu Gunsten welcher sich doch anführen lässt, dass das Gesicht aus einem Umschlagsrande des vordersten Endes der Kopfanlage sich bildet und nicht leicht zu bestimmen ist, was hier der Axe und was den ventralen Theilen angehört. Das Hauptgewicht ist jedoch, wie mir scheint, auf das paarige oder unpaare Auftreten der Theile zu legen, und da ist es doch wohl unzweifelhaft, dass der vorderste Theil der Kopfbasis bei allen Wirbelthieren als eine unpaare Bildung auftritt, während die Visceralbogen aufs deutlichste paarig hervorsprossen (man vergl. die Figg. 175, 179,

180, 233). Der Anschein einer paarigen Gestaltung des prächordalen Theiles der Schädelbasis entsteht erstens durch die bei der Bildung der Hypophysis geschehende Durchbrechung der häutigen Schädelbasis unmittelbar vor der Chordaspitze und zweitens bei manchen, aber lange nicht bei allen niederen Wirbelthieren dadurch, dass diese Gegend beim Verknorpeln nur seitlich Knorpel bildet und diese Knorpelbalken selbst zu längeren Stäben auswachsen können. Eine selbständige Entstehung des Knorpels des Spheno-ethmoidaltheiles, die Parker vom Schweineembryo behauptet hat, kommt nicht vor.

§ 32.

Verknöcherung des Schädels.

Umbildung des Primordialschädels in den bleibenden Schädel

Der knorpelige Primordialschädel, dessen Entwicklung im vorigen § geschildert wurde, wandelt sich in folgender Weise in den bleibenden Schädel um. Erstens geht ein Theil des knorpeligen Schädels unmittelbar in Knochen über und zwar in derselben Weise wie überall da, wo knorpelig vorgebildete Theile ossificiren, Bildungen, die ich die primären oder primordialen Knochen heisse, nicht weil sie immer früher als die anderen entstehen, sondern weil sie dem primordialen Skelette ihren Ursprung verdanken. Zweitens erhält sich ein Theil des Primordialcraniums im Knorpelzustande und bildet die auch beim Erwachsenen vorkommenden knorpeligen Theile. Drittens verschwindet ein nicht gerade bedeutender Theil des primordialen Knorpels durch Atrophie. Viertens endlich bilden sich an der Aussenseite des knorpelig häutigen Cranium besondere Deck- oder Belegknochen, wie man dieselben nennen kann, die später z. Th. untereinander und mit denjenigen Knochen verschmelzen, welche aus dem Primordialschädel selbst hervorgehen.

Ossification des Chondrocranium.

Betrachten wir zunächst die Veränderungen des eigentlichen primordialen Knorpels, so finden wir, dass aus demselben fast das ganze Hinterhauptsbein, das hintere und vordere Keilbein und das Siebbein sammt den unteren Muscheln hervorgehen. Dazu kommen dann noch die *Pars petrosa* und *mastoidea* des Felsenbeins, deren Entwicklung jedoch erst später beim Gehörorgane vollständig besprochen werden kann.

os occipitis.

1) Das Hinterhauptsbein verknöchert im Anfange des 3. Monates und zwar mit Einem Knochenpuncte in der *Pars basilaris* (Fig. 278 e), je Einem in den *Partes condyloideae* (d) und zwei bald verschmelzenden in der knorpeligen *Squama* (b). Zu diesen Knochenkernen gesellt sich dann, wie ich vor langer Zeit gezeigt (Mikr. Anat.), noch ein anderes

aus zwei Kernen entstehendes Stück *a*, welches ausserhalb des Chondrocranium als Deckknochen sich entwickelt und den oberen Theil der Schuppe bildet Fig 279. Dasselbe verschmilzt später mit dem unteren primordialen Schuppenstücke vollständig, so jedoch dass eine Fissur rechts und links am Rande der Squama in der Höhe der *Protuberantia externa* längere Zeit hindurch die Vereinigungsstelle andeutet und meist noch bei Neugeborenen sichtbar ist. Die im Knorpel entstandenen vier Knochenkerne kommen in der zweiten Hälfte des Embryonallebens unter allmäliger Verdrängung des Knorpels einander immer näher, sind jedoch noch bei Neugeborenen durch dünne Knorpelreste getrennt. Ihre endliche Vereinigung zu Einem Knochen beginnt im ersten oder zweiten Jahre zwischen dem Gelenktheile und dem Schuppentheile, allwo dieselbe von aussen nach innen (gegen das *For. occipitale magnum*) fortschreitet. Später erst, im dritten und vierten Jahre, verbinden sich auch und zwar vom *Foramen magnum* aus, die Gelenktheile und die *Pars basilaris*, so dass im 5. oder 6. Jahre alle Theile zu Einem Knochen verschmolzen sind.

Fig. 278.

Anmerkung. G. Hartmann (l. i. c.) lässt die Schuppe des *Os occipitis* aus 8 einzelnen Stücken sich aufbauen, ist jedoch den Beweis dafür schuldig geblieben und scheint einzig und allein aus den von ihm gefundenen Schaltknochen und abnormen Ossificationen zu besagter Annahme gekommen zu

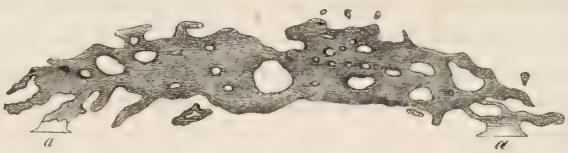


Fig. 279.

Fig. 278. Primordialschädel eines 3 Monate alten menschlichen Embryo von oben; *a* obere Hälfte der *Squama ossis occipitis*; *b* untere Hälfte derselben; *c* knorpelige Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis*; *e Pars basilaris*; *f Pars petrosa* mit dem *Meatus auditorius internus*, *g* Sattellehne, davor zwei Kerne des hintern Keilbeinkörpers, *h* Kerne in den *Processus clinoidei anteriores*; *i* grösstentheils knöcherne *Ala magna*; *k Ala parva*; *l Crista galli*; *m* Labyrinth des Siebbeins; *n* knorpelige Nase; *o* Knorpelstreifen zwischen der Parietalplatte und dem Keilbeine; *p* Frontalplatte oder knorpeliger Verbindungsstreifen zwischen der *Ala parva* und der *Lamina cribrosa*; *q Foramen opticum*.

Fig. 279. Obere Hälfte der Schuppe eines 14 Wochen alten Fötus. *a* Stellen, wo dieselbe mit dem untern Stücke bereits verschmolzen ist.

sein. Ein nicht beständiges Schaltstück ist auch der bereits von Kerkring beschriebene Kern zwischen den *Part. condyloideae* am hinteren Rande des *Foramen magnum*.

Sphenoidale posterius.

2) Das hintere Keilbein, *Os sphenoidale posterius*, entwickelt sich im 3. Monate *a* aus zwei Knochenkernen in der Gegend des Türkensattels Fig. 278, welche bald zu Einem Kerne verschmelzen Figg. 278. 280. *b*, aus zwei seitlichen Puncten in der Gegend des *Sulcus caroticus* und der *Ligula* (S. Meckel in s. Arch. I. Taf. III. Fig. 23; Spöndli l. c. Fig. 8. *b*; m. mikr. Anat. Taf. III. Fig. 3 und Fig. 280 dieses Werkes, in der der betreffende Kern nicht bezeichnet ist, und Virchow, Entw.

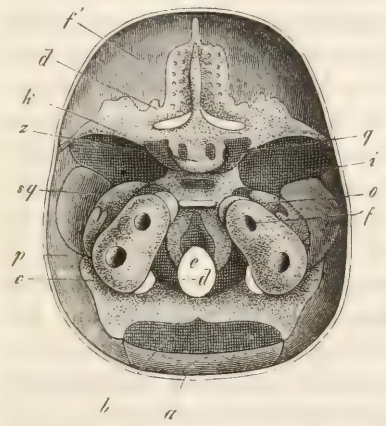


Fig. 280.

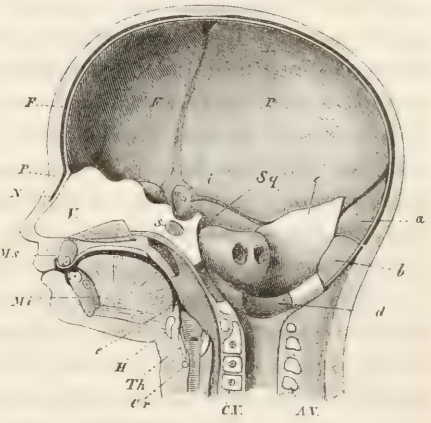


Fig. 281.

Fig. 280. Schädelbasis eines 5 Monate alten Embryo von innen. *a* Obere Hälfte der *Squama ossis occipitis*; *b* untere Hälfte derselben; *c* Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis*; *e Pars basilaris*; *f Pars petrosa* mit dem *Meatus auditorius internus*; *h* Kerne in den *Processus clinoidei anteriores*; *i* grösstentheils knöcherne *Ala magna*; *k Ala parva*; *l Crista galli*; *o* Knorpelstreifen zwischen der Parietalplatte und dem Keilbeine; *d* Frontalplatte oder Verbindungsstreifen zwischen der *Ala parva* und der *Lamina cribrosa*; *q Foramen opticum*; *z* Kerne des vorderen Keilbeinkörpers; *p'* Scheitelbein; *f'* Stirnbein.

Fig. 281. Senkrechter Durchschnitt durch den Kopf eines 4 Monate alten Embryo. *N* Nasenbein mit *P* dem Perioste unter demselben; *F* Stirnbein; *p* Scheitelbein; *Sq* Schuppe des Schläfenbeins; *Ms* Oberkiefer; *Mi* Unterkiefer; *V* Pflugschaar; *s* Kern im hintern Keilbeinkörper; *H* Zungenbeinkörper; *Th* Schildknorpel; *Cr* Ringknorpel; *CV* Wirbelkörper mit Kernen; *AV* Wirbelbogen. *a* Obere Hälfte der *Squama ossis occipitis*; *b* untere Hälfte derselben; *c* Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis*; *e Pars basilaris*; darüber die *Pars petrosa* mit dem *Meatus auditor. internus*; *i* grösstentheils knöcherne *Ala magna*.

des Schädelgrundes S. 15), *c*) zwei Knochenkernen in der *Ala magna* Fig. 280, 281, *i*, welche auch die *Lamina externa processus pterygoidei* liefern, endlich *d*) zwei Ossificationspuncten an der Stelle der nicht knorpelig vorgebildeten inneren Lamelle der Flügelfortsätze, welche aus dem Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens hervorzugehen scheinen, wie diess noch später angegeben werden soll. In der zweiten Hälfte des Fötallebens vereinen sich 1) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes mit der an der *Ala magna* sitzenden äusseren Lamelle und 2) der Körper und die seitlichen Kerne. Ebenso verbindet sich noch vor der Geburt das hintere Keilbein mit dem vorderen, so dass bei Neugebore nen nur noch die *Alae magnae*, an denen die Flügelfortsätze haften, als getrennte Stücke sich finden, welche jedoch bereits im Laufe des ersten Jahres mit dem Reste verwachsen. Bemerkenswerth ist übrigens, dass bei der Geburt noch der grösste Theil der Sattellehne knorpelig ist und dass der Knorpel auch noch über den Clivus bis zur *Synchondrosis sphenooccipitalis* sich hinzieht (s. Virchow l. c. S. 16). Diese Synchondrose erhält sich bei manchen Individuen zeitlebens, in der Regel jedoch vergeht dieselbe vom 13. Jahre an von innen nach aussen, so dass bei Vollendung des Wachsthumes das Hinterhaupts- und das Keilbein zum Grundbeine synostosirt sind.

Wie bei allen aus Knorpel ossificirenden Knochen tragen auch beim hinteren Keilbeine periostale Ablagerungen zur Vervollständigung des Knochens bei, es verdient jedoch eine besondere Berücksichtigung, dass dieselben hier, vor Allem an den *Alae magnae* und den *Processus pterygoidei*, sehr massenhaft auftreten und auch schon früh erscheinen.

henoidale anterius.

3) Das vordere Keilbein, *Os sphenoidale anterius*, entsteht ebenfalls im dritten Monate aus zwei Knochenkernen in den *Alae parvae* nach aussen vom *Foramen opticum* (Fig. 280 *h*), dazu kommen etwas später zwei Kerne im Körper (Fig. 280), welche vier Kerne nach dem 6. Monate unter einander und vor der Geburt auch mit dem hinteren Keilbeine verschmelzen. Nach Virchow's Untersuchungen ist jedoch um diese Zeit der intersphenoidale Knorpel noch keineswegs verschwunden, vielmehr an der unteren Seite noch in erheblichem Grade erhalten und mit dem knorpeligen *Rostrum sphenoidale* in Verbindung, welches seinerseits ununterbrochen mit dem knorpeligen *Septum narium* zusammenhängt. Dieser Theil der Synchondrose vergeht auch nur langsam, so dass noch im 13. Jahre Reste derselben mitten im Knochen vorkommen können.

Die *Cornua sphenoidalia* sind, wie ich mit Dursy annehme, keine Theile des Keilbeins, da dieselben als Belegknochen der hintersten Enden des Siebbeinlabyrinthes sich entwickeln, d. h. des Theiles, der die primitiven von Knorpel umgebenen Keilbeinhöhlen bildet. Dieselben

entstehen, wie Dursy richtig angibt, schon in der Fötalperiode bei Embryonen von 8 cm Länge (Dursy Taf. VII. Fig. 44) und sind bei solchen von 20 cm schon recht gut ausgebildet, einfach oder doppelt (Ibid. Taf. VIII. Fig. 8). Zur Zeit der Pubertät verschmelzen dieselben mit dem Keilbeine. Nach Quain (Anatomie 8. Aufl. 1876. S. 71) bestehen diese Knöchelchen ursprünglich aus 3 besonderen Plättchen. Am Rostrum beschrieben Rambaud und Renault 3 Kerne.

4) Das sehr zierliche knorpelige Siebbein, dessen Labyrinthe allerdings den knöchernen wenig gleichen, aus umgerollten Knorpellamellen bestehen und auch die untere Muschel in sich begreifen, verknöchert in der Mitte des Fötallebens zuerst in der *Lamina papyracea* und dann in den Muscheln. Bei der Geburt besteht der Knochen aus den zwei Labyrinthen und den zwei davon getrennten untern Muscheln, während der Rest noch knorpelig ist. Im ersten Jahre beginnt die Ossification in der *Lamina perpendicularis* und *Crista galli*, während die Verknöcherung von den Labyrinthen aus auch auf die *Lamina cribrosa* fortschreitet. Endlich im 5. und 6. Jahre verschmelzen die drei Stücke untereinander, wobei jedoch zu bemerken ist, dass ein Theil des ursprünglichen Knorpels, der unter den Nasenbeinen liegt, durch Resorption verloren geht. *Os ethmoideum.*

Ich füge nun noch einige Bemerkungen über die knorpelig vorgebildeten Theile des Felsenbeins, die Pyramide und den Zitzentheil, bei. Man war früher geneigt diese Theile als ganz *sui generis* zu betrachten, es ist jedoch unzweifelhaft, dass dieselben ebenso gut zum Primordialcranium gehören, wie das Siebbein und die ganze Nasengegend und einfach Anpassungen des Schädels an das Gehörorgan ihren Ursprung verdanken. Bei den höheren Wirbelthieren hängen auch die *Cartilagines petrosa et mastoidea* mit dem übrigen Chondrocranium zusammen, wie dies oben schon angegeben wurde. Die Verknöcherung dieser Theile wird später beim Gehörorgane geschildert werden. *Os petrosum.*

Was zweitens die Deck- oder Belegknochen des Schädels anlangt, so gehören zu denselben ausser den schon erwähnten inneren Lamellen der *Processus pterygoidei* und den oberen Theilen der Schuppe des Hinterhauptsbeines, noch die Scheitelbeine, Stirnbeine und Nasenbeine, die Schuppe des Schläfenbeines und der Paukenring, *Annulus tympanicus*, ein kleines Knöchelchen von der Gestalt eines oben offenen Ringes (Fig. 99 1. Aufl.), aus welchem der äussere Gehörgang entsteht, endlich die Thränenbeine, das Pflugschaarbein und die Zwischenkiefer. Alle diese Deckknochen gehören, wie neuere Untersuchungen es wahrscheinlich machen, der Haut des Kopfes oder der Schleimhaut des Anfangsdarmes an (Siehe unten) auf jeden Fall aber ist ganz sicher, dass nicht eine und dieselbe embryonale Schicht das knorpelig häutige Primordialcranium und die Deck- oder Belegknochen des Schädels.

Deckknochen liefert, vielmehr die letzteren aus einem Blatte hervorgehen, welches dem Primordialcranium von aussen aufliegt. Keiner von den Deck- oder Belegknochen, die ich früher auch secundäre Knochen hiess, welchen Namen ich jetzt aufgebe, ist knorpelig vorgebildet und findet sich kein knorpeliges Stirnbein oder ein knorpeliges Scheitelbein, wie man z. B. bei jungen Embryonen ein knorpeliges Hinterhauptsbein oder ein knorpeliges Keilbein wahrnimmt. Die Deckknochen sind aber auch nicht im weichen oder häutigen Zustande präformirt, sondern entwickeln sich von kleinen Anfängen aus in einer weichen, allerdings meist hautartigen, aber morphologisch nicht bestimmten, d. h. nicht deutlich begrenzten Grundlage. In der Gegend des Scheitels z. B. sieht man zuerst aussen am häutigen Primordialcranium eine Zahl ganz kleiner isolirter Knochenpuncte, die immer zahlreicher werdend, nach und nach mit einander verschmelzen. Ist so eine kleine Anlage des Scheitelbeins gebildet Fig. 282, so wächst dieselbe theils durch Wucherung der schon vorhandenen Knochenbalken, theils durch Aneignung neuer, isolirt entstandener Puncte weiter, während zugleich die vorhandenen Lücken immer mehr mit Knochenmasse sich anfüllen Fig. 283, bis am Ende ein dünner compacter Knochen entsteht, dessen weitere Entwicklung wir hier nicht zu verfolgen haben. Wesentlich in derselben Weise bilden sich alle anderen Deckknochen, wobei nur das zu bemerken ist, dass

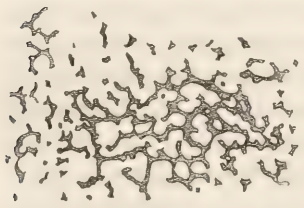


Fig. 282.

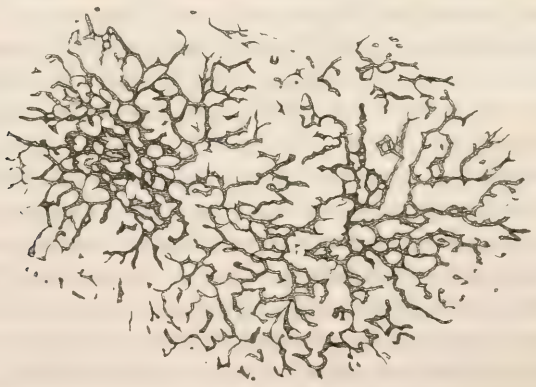


Fig. 283.

Fig. 282. Scheitelbeinanlagen eines 12 Wochen alten menschlichen Embryo, 18mal vergr.

Fig. 283. Scheitelbein eines 14 Wochen alten menschlichen Embryo, 18mal vergr.

manche von Anfang an in mehr compacter Gestalt auftreten, so wie dass die Zeit des ersten Auftretens derselben im Allgemeinen an das Ende des zweiten und den Anfang des dritten Fötalmonates fällt.

Die richtige Auffassung dieser Verhältnisse, die Unterscheidung von zweierlei Knochen, einmal von primordialen Knochen, die aus dem Primordialcranium entstehen und zweitens von Deck- oder Belegknochen, die von mir seit Langem aufs Entschiedenste betont wird (Ueber das Historische dieser Frage vergl. man meinen Bericht der Zoot. Anst. in Würzburg), ist meiner Meinung nach von grosser Wichtigkeit, jedoch weniger in histologischer Beziehung, da wir seit H. Müller wissen, dass das ächte Knochengewebe auch bei den knorpelig vorgebildeten Knochen nicht unmittelbar aus dem Knorpelgewebe entsteht, als mit Hinsicht auf die Morphologie und hat unstreitig Jacobson, der zum ersten Male diese Unterscheidung aufstellte (Müll. Arch. 1844) durch dieselbe ein grosses Verdienst sich erworben. Erst seitdem diese Unterscheidung besteht, sind wir zu einer richtigen Deutung der Schädelknochen der verschiedenen Wirbelthiere gelangt, erst seit dieser Zeit konnte der Satz ausgesprochen werden, dass alle Schädelknochen im ganzen Thierreiche in zwei besondere und scharf getrennte Gruppen zerfallen, sowie dass vom morphologischen Gesichtspuncte aus nur Deckknochen mit Deckknochen und primordiale Knochen mit solchen in Vergleichung zu ziehen sind. Von diesem Standpuncte aus sind weder die Functionen noch die Lagerung der Knochen das massgebende, sondern einzig und allein ihre Entwicklung.

Ueber die Deckknochen im Einzelnen ist nicht viel zu sagen und erwähne ich nur noch das Stirnbein, von dem Rambaud und Renault gezeigt haben, dass es ausser dem einen Hauptossificationspuncte noch 3 Nebenkerne hat, einen an der *Spina nasalis*, einen zweiten *Frontale anterius* in der Gegend unterhalb der *Spina trochlearis* und einen dritten in der Gegend des *Proc. zygomaticus* (*Frontale posterius*). Man vergl. auch v. Jhering l. i. c.

Bleibende Theile des Chondrocranium.

Wir haben nun noch von denjenigen Theilen des Chondrocranium zu handeln, welche am fertigen Schädel sich erhalten und von denen, welche schwinden. Zu den ersteren gehören die äusseren Nasenknorpel und der Nasenscheidewandknorpel, von welchem hervorzuheben ist, dass er durch einen langen vom *Vomer* umfassten Fortsatz, den von mir sogenannten *Processus sphenoidalis septi cartilaginei* (s. m. Abh. über die Jacobson'schen Organe des Menschen in der Festschrift von Rinecker 1877), mit dem *Rostrum sphenoidale* verbunden ist, ferner die Jacobson'schen Knorpel am unteren Rande des *Septum cartilagineum* (l. c.).

Atrophirende Theile des Chondrocranium.

Was das Schwinden von Theilen des Primordialcranium anlangt, so nahm man früher allgemein an, dass die Theile des Chondrocranium, die nicht in primordiale Knochen übergehen, einfach resorbirt werden, wogegen Dursy in Folge seiner Untersuchungen eine ganz andere Verwendung dieser Knorpel behauptet. Dursy gibt an, dass die Knorpelkapsel des *Sinus maxillaris* anfangs vom Oberkiefer ganz getrennt sei. Später rücke derselbe immer mehr an diese Kapsel heran, so dass der Knorpel zuletzt sein Perichondrium verliere und schliesslich ebenfalls dem von dem Oberkiefer eingeleiteten Verknöcherungsprocesse unterliege, und somit zum Dickenwachsthum dieses Knochens beitrage. Aehnliche Vorgänge glaubt Dursy (l. c. S. 203) für alle Deckknochen der knorpeligen Nase annehmen zu dürfen, ebenso wie für die *Partes orbitales* der Stirnbeine in ihren Beziehungen zur *Lamina spheno-ethmoidalis* und erinnert derselbe zugleich an den Meckel'schen Knorpel, und seine Beziehungen zum Unterkiefer. Es verlohnt sich wohl der Mühe, diese Angaben von Dursy zu prüfen, denn wenn dieselben richtig wären, so würden sich für die Deutung der Knochen des Skelettes neue wichtige Gesichtspuncte eröffnen, indem man dann Knochen, die ohne Grenze mit einem präformirten Knorpel zusammenhängen und auf Kosten desselben wachsen, nicht ohne Weiteres für primordiale Knochen halten dürfte, wie bisher, sondern in erster Linie deren Entwicklung zu untersuchen hätte.

Meine Erfahrungen in dieser Frage sind folgende. An menschlichen Embryonen von 3 Monaten bis zu solchen von 9 Monaten war es mir bisher nicht möglich irgend eine Thatsache zu finden, die für eine Ossification der oberflächlichen Nasenknorpel, die des Siebbeines ausgenommen, gesprochen hätte und noch viel weniger war ich im Stande eine Einverleibung derselben in oder eine Aneignung durch die umliegenden Deckknochen zu sehen. Vielmehr zeigen gerade umgekehrt, wie ich dies schon in meinen Arbeiten über die Resorption betont, alle die Nasenhöhle begrenzenden Knochen an der Seite der Höhle die Zeichen energischer Resorption mit Lacunen und Ostoklasten! Solche Knochenflächen eignen sich keinen Knorpel an und bin ich der Meinung, dass gerade umgekehrt der wuchernde Knorpel durch den nach aussen ausgeübten Druck den angrenzenden Knochen zerstört. Ich bleibe somit bei der bisherigen Annahme, dass im Laufe der Entwicklung manche Theile des Chondrocranium als solche einer Resorption anheimfallen und scheint mir das bedingende Moment für diese Zerstörungen der Druck der wachsenden gefässreichen Mucosa und des Perichondriums zu sein, wie denn in der That ein solches Schwinden an vielen knorpeligen Theilen der Nase, besonders an den Muscheln, durch Messungen in verschiedenen Altern mit Leichtigkeit nachzuweisen ist.

Nach diesen Bemerkungen bezeichne ich noch die Theile des Chondrocranium, die im Laufe der Entwicklung schwinden. Es sind folgende: 1) die Knorpellage unter den Nasenbeinen. 2) die Frontalplatte Spöndli (Orbitalplatte Dursy), 3) die Parietalplatte. 4) die Verbindung dieser mit der *Ala magna*, 5) die Knorpelkapseln der *Sinus sphenoidales, maxillares, frontales*. 6) Theile der Muscheln vor der Ossification derselben, 7) die Cartilago Meckelii z. Th., 8) Ein Theil des zweiten Kiemenbogens, der zum *Lig. stylo-hyoideum* sich gestaltet.

Anmerkung. Ich bespreche hier in erster Linie die wichtige Frage nach den Beziehungen des Schädels zur Wirbelsäule, ob am Schädel Wirbeln homologe Theile vorkommen oder nicht.

Wirbeltheorie des Schädels.

Bekanntermassen ist bereits im Anfange der 90er Jahre des vorigen Jahrhunderts Goethe zu bestimmten Anschauungen über die Zusammensetzung des Schädels aus Wirbeln gelangt (Zur Morphologie I 1817 S. 248—251; II 1823 S. 50 und 122), welche jedoch von keinem nachweisbaren Einflusse auf die Wissenschaft waren, da dieselben erst viele Jahre später zur Veröffentlichung kamen. Unter diesen Verhältnissen ist L. Oken als der eigentliche Urheber der sogenannten Wirbeltheorie des Schädels anzusehen, da er 1807 in seinem berühmten Programme (Siehe S. 12) zuerst öffentlich als Vertreter derselben auftrat und diese Hypothese auch im Einzelnen zu begründen versuchte, was Goethe unterlassen hatte. (Man vergl. auch Huxley, Elements of compar. anat. 1864 pg. 279 u. f. und Virchow, »Goethe als Naturforscher« 1861 S. 61 und 112.) Seit dieser Zeit ist über die Richtigkeit dieser Theorie viel hin- und hergestritten worden, und gingen auch diejenigen, welche sie anerkannten, in ihren Ansichten über die Zahl der Schädelwirbel selbst wieder auseinander, indem die Einen drei, Andere vier, wieder Andere eine noch grössere Anzahl von solchen Abschnitten annahmen; doch hat sich in unseren Tagen in Folge umfassender vergleichend-anatomischer und embryologischer Untersuchungen über die Wirbelsäule und den Schädel diese Angelegenheit nach vielen Seiten geklärt und lässt sich jetzt, wie mir scheint, Folgendes als Ausdruck des dermaligen Standes der Dinge aufstellen.

Bei einer Vergleichung der Wirbelsäule und des Schädels sind die drei Zustände, in denen die beiderlei Abschnitte des Skelettes vorkommen, der häutige, der knorpelige und der knöcherne wohl auseinander zu halten. Die häutige Wirbelsäule bildet, wie wir früher sahen, einen zusammenhängenden, entsprechend den Urwirbeln gegliederten Strang, der in seiner ganzen Länge die Chorda enthält und mit membranösen Ausläufern ein Rohr um das Rückenmark bildet. Vergleicht man mit dieser primitiven Wirbelsäule den häutigen Primordialschädel, so ergibt sich, dass derselbe im ausgebildeten Zustande, d. h. unmittelbar vor dem ersten Auftreten von Knorpel, vor Allem dadurch sich unterscheidet, dass er 1) nur in seinem hinteren sphenooccipitalen Theile die Chorda enthält, während dieselbe im vorderen sphenoethmoidalen Theile fehlt, und 2) keine Gliederung darzubieten scheint. Im Uebrigen bildet der häutige Primordialschädel mit seiner Axe und ihren oberen Ausläufern ein Continuum wie die häutige Wirbelsäule, und wären nur die

Eigenthümlichkeiten zu betonen, welche die Grösse des Gehirns und die Einlagerungen der drei höheren Sinnesorgane mit sich bringen.

Zur Gewinnung einer möglichst vollständigen Einsicht in die Stellung des häutigen Cranium zur häutigen Wirbelsäule ist es nun übrigens unumgänglich nöthig, auf die früheren Zustände des ersteren zurückzugehen und zu prüfen, wie die beiden Schädelabschnitte in den ersten Zeiten der Entwicklung zu einander sich verhalten. Hierbei ergibt sich leicht, dass, je weiter man auf die ersten Anlagen zurückgeht, um so mehr der Spheno-ethmoidaltheil sich verkürzt, bis derselbe endlich so unansehnlich wird, dass selbst seine Anwesenheit in Frage kommt. In der That hat auch Dursy, ein guter Beobachter, schon vor längerer Zeit behauptet, dass die Chorda anfänglich bis zum vordersten Ende der Schädelanlage verlaufe. Wäre dem so, so würde, wie man leicht einsieht, mit Rücksicht auf das Verhalten zur Chorda, Schädel- und Wirbelsäulenanlage sich gleich verhalten und ein vortrefflicher Ausgangspunct für die Vergleichung beider Körperabschnitte gewonnen sein. Ich habe jedoch, wie alle anderen Forscher, gegen Dursy mich aussprechen müssen, jedoch besteht auch für mich die wichtige Thatsache zu Recht, dass der prächordale Theil des Schädels bei Vögeln und Säugern anfangs verschwindend klein ist und der Schädel in dieser Zeit der Wirbelsäulenanlage viel ähnlicher ist, als später, wie dies im Texte des vorigen § ausführlich auseinandergesetzt worden ist. Bei so bewandten Verhältnissen ist es leicht möglich, dass bei anderen Wirbelthieren der chordafreie Abschnitt der Schädelanlage noch mehr verkürzt erscheint und schliesslich selbst ganz fehlt, wie denn auch das Vorkommen eines Vertebraten, der im ausgebildeten Zustande die Chorda in der ganzen Länge des Kopfes zeigt, den Beweis liefert, dass die Verhältnisse der höheren Thiere nicht die ausschlaggebenden sind.

In derselben Weise haben wir uns auch in Betreff eines zweiten Punctes zu äussern, den man von jeher in dieser Frage als sehr tiefgreifend bezeichnet hat, nämlich mit Rücksicht auf den allgemein behaupteten Mangel von Urwirbeln am Kopfe. Ich habe schon in der ersten Abtheilung dieses Werkes darauf aufmerksam gemacht, dass beim Hühnchen Urwirbeln ähnliche Zeichnungen in der Hinterhauptsgegend sich finden (S. Fig. 76 *w* und bei Erdl Hühnchen Taf. IX, X, XI), der diese Kopfurwirbel sogar entschieden als für die hinteren Schädelknochen bestimmt bezeichnet), und nun haben auch Götte von Bombinator und Balfour für die Plagiostomen über solche Segmentirungen am Kopfe berichtet. Nach Götte (S. 203 u. flg. Taf. III, IV, VI) zeigt die Larve von Bombinator am Kopfe 4 deutlich ausgeprägte Urwirbel (Segmente Götte), von denen sogar jeder in einen lateralen und medialen Theil (äussere und innere Segmente G.) sich scheidet, eine Trennung, die den Kopf scharf von der Wirbelsäule unterscheide. Balfour hat im Kopfe der Plagiostomenembryonen wenn auch nicht wirkliche Urwirbel, doch Segmente in Form von acht Paar Blasen gefunden, die aus den Wänden der rechten und linken Leibeshöhle des Kopfes sich entwickeln und den Muskelplatten des Rumpfes entsprechen, auch zu den Muskeln des Kopfes sich umbilden (Journ. of Anat. XI pg. 472 fg.). Bei so bewandten Verhältnissen kommt auch die Segmentirung des vordersten Leibesendes des Amphioxus wieder zu grösserem Ansehen, als sie bisher genossen hat, und eröffnet sich die Möglichkeit, dass der Schädel der Wirbelthiere, ebenso wie er auf seiner niedersten Stufe die Chorda in seiner ganzen Länge enthielt, so auch uranfänglich gegliedert war, wie die Wirbelsäule.

Was zweitens das knorpelige Cranium anlangt, so hat man vor Allem darauf Gewicht gelegt (Huxley), dass dasselbe, allem Anscheine nach, nicht sich gliedert, wie die Wirbelsäule, die beim Verknorpeln in einzelne knorpelige Wirbel zerfällt. Wenn man jedoch erwägt, dass auch bei den Wirbelsäulen gewisser Fische (Chimaera, Rochen) lange ungegliederte Stellen vorkommen, von denen nicht nachgewiesen ist, dass sie einmal aus getrennten Stücken bestanden, so verliert die angeführte Thatsache viel von ihrer Beweiskraft, um so mehr, als sich zeigen lässt, dass wenigstens das knorpelige Cranium der Säugethiere bestimmte Spuren einer Gliederung zeigt. Als solche betrachte ich:

1. Das Vorkommen von Chordaverbreiterungen in der Schädelbasis, die den intervertebralen Chordaanschwellungen homolog sind.

Es ist oben gezeigt worden, dass mit der fortschreitenden Verknorpelung der Wirbelsäule die *Chorda dorsalis* der Säuger zwischen den einzelnen Wirbelkörpern je Eine Verbreiterung von charakteristischem Baue bildet (Figg. 250, 251), so dass aus der Zahl der Chordaanschwellungen auf die Zahl der Wirbel geschlossen werden kann. In der That hat man auch bereits seit längerer Zeit aus dem Vorkommen einer solchen Anschwellung im Innern des anfänglich Eine einzige Knorpelmasse bildenden Körpers des Epistropheus den Schluss abgeleitet, dass derselbe zwei Wirbelkörpern homolog sei. Aehnliche Chordaanschwellungen finden sich nun auch, wie H. Müller, Mihalkovics und ich gezeigt haben, in der Schädelbasis gewisser Geschöpfe (Mensch, Kaninchen, Schwein). Sehr beständig sind zwei Anschwellungen, eine erste im *Ligamentum dentis* zwischen dem Zahn des Epistropheus und dem *Occipitale basilare* und eine zweite in der Gegend der späteren *Synchondrosis sphenooccipitalis*, doch können ausser diesen noch andere Anschwellungen vorhanden sein, von denen Eine hinten im *Occipitale basilare*, dicht vor der Eintrittsstelle der Chorda in die Schädelbasis die beständigste ist. In gewissen Fällen finden sich jedoch in diesem Knorpel bis zu 4 Anschwellungen ich und in der *Synchondrosis spheno-occipitalis* zwei (Mihalkovics, ich).

2) Die Entwicklung von Zwischenwirbelbändern in der Schädelbasis.

Die Zwischenwirbelbänder der Wirbelsäule sind eine spätere Entwicklung und bilden sich dieselben aus einem anfänglich knorpelartigen Gewebe durch Umbildung desselben in einen Faserknorpel, während zugleich die Chordaverbreiterungen mächtig wuchern und eine mittlere platte Höhle zur Aufnahme desselben entsteht. Bei den meisten Wirbeln ist nun freilich der knorpelige Zustand der *Lig. intervertebralia* ein schnell vorübergehender, dagegen erhält sich derselbe zwischen dem Epistropheus und Zahn länger und wird erst zur Zeit der Ossification eine faserige Zwischenscheibe gebildet. Ganz dasselbe hat nun auch bei der Schädelbasis statt, doch findet sich bei dieser nur Eine ächte Zwischenwirbelscheibe mit einem gewucherten Chordareste zwischen dem *Occipitale basilare* und dem *Sphenoidale posterius*, die eher eine noch bessere Ausbildung zeigt als die zwischen dem Zahne und dem Körper des Drehers (Fig. 198). Ausserdem kann hervorgehoben werden, dass auch zwischen den beiden Sphenoidalia zur Zeit der Verknöcherung derselben eine mehr faserige Zwischenlage, natürlich ohne Chorda sich entwickelt, die an die *Lig. intervertebralia* erinnert.

Aus diesen Thatsachen geht wohl unzweifelhaft hervor, dass der bis jetzt allgemein angenommene Satz, dass der knorpelige Schädel keine Spur einer Gliederung zeige, auf sehr schwachen Füssen steht, und gewinnen somit auch andere Thatsachen, die eine Uebereinstimmung desselben mit der knorpeligen Wirbelsäule darthun, an Gewicht. Von solchen hebe ich folgende hervor:

Erstens entwickeln sich der knorpelige Schädel und die knorpeligen Wirbel in der Art, dass erst die Axentheile und die angrenzenden Gegenden verknorpeln und erst später auch die Seitentheile und die dorsalen Schlussstücke, wo solche vorkommen. So entstehen bei den Wirbeln erst die Körper und die mit denselben verbundenen Theile der Bogen aus Einem Gusse (S. Fig. 244 und viel später die oberen Theile der Bogen und die Dornen. Ebenso am Schädel, wo anfangs nur die Basis und die benachbarten Theile der Bogen ähnlichen Abschnitte (*Occipitale laterale, Alae magnae, Alae orbitales*) auftreten und die seitlichen und oberen Theile (*Occipitale superius, Laminae parietales cartilaginae*) viel später dazukommen.

Zweitens lässt sich bei einer gewissen Thiergruppe, den Selachiern, nachweisen (ich, Gegenbaur), dass die zellenhaltige Chordascheide in derselben Weise an der Bildung der knorpeligen Schädelbasis Antheil nimmt, wie sie an derjenigen der Wirbelkörper sich betheiligt: ja unter Umständen verknöchert diese Scheide auch in der Schädelbasis und bildet in der Occipitalgegend einen Wirbelkörper, der ganz mit den chordalen Wirbelkörpern der Wirbelsäule stimmt.

Finden sich somit bei der Entstehung des knorpeligen Primordialcranium manche Berührungspuncte mit der knorpeligen Wirbelsäule, so scheint mir auch der knöcherne Schädel nicht so weit von der knöchernen Wirbelsäule abzustehen, als manche Neuere wollen. Wenn man erwägt, dass die Wirbel bei ihrer Verknöcherung ganz gesetzmässige Verhältnisse darbieten und als Hauptkerne ausnahmslos Einen Kern im Körper und zwei in den Bogen zeigen, so wird es wohl gestattet sein, das so sehr beständige Auftreten von drei Ossificationscentren in der Schädelbasis und von drei Paar Knochenkernen in den Seitentheilen als nicht ganz bedeutungslos zu erachten.

Viel schwieriger als die Frage, ob am Schädel Andeutungen einer Gliederung, eines Zerfallens in gleichwerthige Metameren vorkommen, ist die nach der Zahl dieser Abschnitte und gebührt Gegenbaur das Verdienst, diese Frage zuerst in mustergültiger Weise in Angriff genommen zu haben. Gestützt auf sorgfältige Untersuchungen des Schädels und Visceralskelettes der mit dem entwickeltesten Knorpelskelette versehenen Selachier (l. i. c.), sowie auf eine eingehende Prüfung der Verhältnisse ihrer Kopfnerven ist der genannte Forscher zu dem Ergebnisse gelangt, dass der die Chorda enthaltende Theil des Schädels dieser Fische als aus einer grösseren Zahl von Wirbeln, und zwar aus 9, bestehend anzusehen ist, worüber das Nähere in der erwähnten Schrift nachgesehen werden kann. Eine solche grössere Zahl von Gliedern oder Metameren, für deren Annahme bei den Plagiostomen auch Balfour sich ausgesprochen hat (Journ. of Anat. Vol. XI pg. 47 u. flg.), lässt sich jedoch bei den höheren Wirbelthieren nicht nachweisen und haben wir daher vor Allem die Frage aufzuwerfen, wie hier die Verhältnisse sich gestalten. Die schwierige Frage der Kopfnerven bei Seite lassend, bemerke ich nur, dass auch bei den Vögeln und Säugethieren eine Reihe Thatsachen auf zahl-

reichere Metameren hinweisen, als man sie vor Gegenbaur anzunehmen geneigt war. Als solche mache ich namhaft:

1) Die vier Paar Kiemenbogen und Kiemenspalten am Halse,
2) die fünf Paar Aortenbogen,
3) die Andeutungen einer Gliederung des Hinterhirns, die in gewissen Fällen bei Hühnerembryonen wahrgenommen wurden (S. Fig. 72 und bei Dursy No. 13),
4) endlich das hie und da zu beobachtende Vorkommen von 3, 4 und 5 Chordaanschwellungen in der Schädelbasis.

Da jedoch trotz dieser Hinweisungen auf zahlreichere Schädelmetameren bei den höheren Cranioten nur die drei ersten Glieder der visceralen Seite in Skelettheile, die drei Paar knorpeligen Kiemenbogen übergehen, so ergibt sich unzweifelhaft, dass bei ihnen, im Vergleiche zu den anderen Wirbelthieren, eine bedeutende Reduction stattgefunden hat, für welche auch das typische Verhalten der Chordaanschwellungen in der Schädelbasis und die geringe Zahl der knöchernen Metameren spricht.

Das Endergebniss dieser ganzen Betrachtung ist somit das, dass wenn auch die weiche erste Schädelanlage, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, nur in seltenen Fällen (Bombinator, Elasmobranchier, Hühnchen) Andeutungen von Segmentirungen oder Urwirbeln zeigt, doch der Primordialschädel in seinem hinteren spheno-occipitalen oder chordalen Theile dem Wirbeltypus folgt und auch Andeutungen einer Gliederung erkennen lässt. Derselbe enthält in seiner ganzen Länge die Rückensaite und entwickelt sich aus einem zu beiden Seiten derselben gelegenen Blasteme, den Urwirbelplatten, das auf dieselbe Keimschicht, wie das Blastem der Wirbel zurückzuführen ist. Dieses Blastem umwächst die Chorda, sendet Ausläufer nach oben zur Umhüllung des centralen Nervensystems und Fortsätze nach der anderen Seite zur Bildung der Wände der Kopfvisceralhöhle. Bei der Verknorpelung spricht sich am Schädel sowohl in den 3 Paar Visceralbogen als in den rosenkranzförmigen Verbreiterungen und Verschmälerungen der Chorda und in dem Auftreten eines wahren *Ligamentum intervertebrale* in der Schädelbasis eine Metamerenbildung aus, die auf 3 Wirbelabschnitte hinweist, wogegen bei der Verknöcherung dieses Theiles des Schädels nie mehr als zwei Glieder, das *Occipitale* und *Sphenoidale posterius*, auftreten. Auf eine grössere Zahl von Schädelmetameren, welche bei den Vorfahren der höheren Vertebraten unzweifelhaft vorhanden waren, weisen nur gewisse fötale Verhältnisse der Weichtheile (zahlreichere Chordaanschwellungen, Kiemenspalten, Aortenbogen, Einschnürungen der 3. Hirnblase?) und ist daher anzunehmen, dass bei diesen Geschöpfen im Laufe ihrer Stammesentwicklung eine bedeutende Reduction früherer typischer Bildungen stattgefunden hat.

Während der chordale oder vertebrale Abschnitt des Schädels in der auseinandergesetzten Weise noch den Wirbeltypus erkennen lässt, ist bei dem prächordalen oder prävertebralen (Gegenbaur) Theile desselben die Abweichung so gross, dass es nicht mehr möglich ist, in derselben Weise von Wirbeläquivalenten zu reden, wie bei dem hinteren Abschnitte. Ich fasse diesen Schädelabschnitt, wie Mihalkovics, auf als eine Wucherung des vordersten Abschnittes der primitiven Schädelanlage, welche keinen Theil der Chorda enthält und bemerke zur Vermeidung von Missverständnissen noch einmal, dass dieser prächordale Abschnitt, wenn auch anfänglich noch so klein, doch

schon bei der allerersten Anlage des Schädels und vor der Sonderung der Chorda in dem vordersten Theile des von mir sogenannten Kopffortsatzes (S. § 10 und 12 und später in dem vordersten Abschnitte der Urwirbelplatten gegeben ist. Diese anfänglich sehr kleine prächordale Schädelanlage wächst, wie Gegenbaur treffend schildert, im Zusammenhange mit der grossen Entwicklung der vorderen Abschnitte des centralen Nervensystems, der Augen und des Geruchsorganes und gestaltet sich so nach und nach zu dem ganzen vor dem Türkensattel gelegenen Abschnitte des Schädels. Enthält nun auch dieser Schädeltheil keine Chorda, so entsteht er doch durch eine Wucherung des Blastems, das die Chorda umgibt und bildet sich in ähnlicher Weise wie der chordale Schädel aus seiner ersten Anlage hervor, indem auch hier das Blastem von der *Basis cranii* aus das Vorderhirn umwuchert. Ja selbst beim Verknorpeln und bei der Verknöcherung zeigen sich noch Uebereinstimmungen genug, welche keine Schädel deutlicher erkennen lassen als die der Selachier (S. die schönen Längsschnitte auf den Taf. IV—VI von Gegenbaur), und erscheint es sicherlich nicht gerathen, zwischen den beiden Schädelabschnitten eine zu tiefe Kluft zu ziehen. Ich halte es daher für ganz erlaubt, das *Sphenoidale anterius*, die *Lamina perpendicularis* des Siebbeins und das *Septum narium* als das vordere Ende der Wirbelkörpersäule des Schädels anzusehen und die *Alae orbitales*, die Labyrinthe des Siebbeins und die Nasenflügelknorpel den *Alae magnae* und *Occipitalia lateralia* anzureihen, welche Auffassung sowohl für die knorpeligen als die knöchernen Theile zutreffend erscheint.

In der ganzen bisherigen Betrachtung war mehr nur vom Primordialcranium und den aus demselben hervorgehenden Knochen die Rede. Selbstverständlich sollten die eigenthümlichen Gestaltungen, die dem Schädel durch das Vorkommen zahlreicher Deckknochen erwachsen, nicht mit Stillschweigen übergangen werden; es würde jedoch der Tendenz dieses Werkes zu weit abliegen, wenn auch noch diese Frage ausführlich erörtert werden sollte. Es genüge daher die Bemerkung, dass auch diejenigen, welche in der Annahme von Schädelwirbeln am weitesten gingen, niemals die grossen Verschiedenheiten verkannten, welche zwischen dem Schädel und der Wirbelsäule sich finden und vor Allem in der Anpassung desselben an das centrale Nervensystem, die höheren Sinnesorgane und das Visceralskelett des Kopfes begründet sind.

Zum Schlusse noch die Bemerkung, dass bei Würdigung der sogenannten Wirbeltheorie des Schädels nichts leichter ist, als an der Hand der Entwicklungsgeschichte und des Baues des fertigen Schädels eine Menge triftiger Gründe gegen dieselbe vorzubringen, welcher Aufgabe unter den Neueren Huxley mit vielem Geschicke sich unterzogen hat. (Siehe bes. Elements of comparative anatomy 1864.) Das Richtige liegt jedoch in der Mitte und hat die Hervorhebung der vielen Uebereinstimmungen von Schädel und Wirbelsäule auch ihre Berechtigung. Von diesem Standpuncte aus habe ich schon in der ersten Auflage dieses Werkes diese Frage besprochen und befinde ich mich jetzt nach eingehenderen Studien über die erste Entwicklung des Schädels als sie mir früher zu Gebote standen, noch entschiedener als bisher auf der Seite derer, die die Wirbeltheorie für keine veraltete Hypothese halten. Auch Huxley und Gegenbaur, wenn auch auf den ersten Blick der Wirbeltheorie nicht hold, stehen doch nicht weit von derselben ab und ist namentlich der letzte Forscher in seinen neuesten Veröffentlichungen (Vergl. Anat.)

zu einer sehr unbefangenen Darstellung der wichtigsten auf die Schädelbildung bezüglichen Thatsachen gelangt, die wenigstens für die Knorpelcranien zu einer Anerkennung des Wirbeltypus ihres hinteren Abschnittes führte.

Unterschiede zwischen primären und Deckknochen.

Ich habe im Texte dieses § zwischen primären oder primordialen und Deck- oder Belegknochen des Schädels scharf unterschieden und will ich hier noch etwas ausführlicher darthun, warum ich an dieser von mir schon vor Jahren im Anschlusse an Dugès und Jacobson vertheidigten Aufstellung Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere in Bericht von der k. zootomischen Anstalt zu Würzburg 1849 und die Theorie des Primordialschädels festgehalten in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 2. S. 281) auch jetzt noch mit derselben Entschiedenheit festhalte wie früher und den gegen dieselbe vorgebrachten Einwürfen von Gegenbaur (Ueber primäre und secundäre Knochenbildung, mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranium in Jenenser Zeitschr. Bd. 3. S. 54), Vrolik (Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostei im Niederl. Archiv f. Zool. Bd. 1. S. 231 u. flg.) und Wiedersheim (Das Kopfskelett der Urodelen in Morphol. Jahrbuch Bd. III passim bes. St. 364. 543) keine so weit gehende Bedeutung beimessen kann, dass sich der Satz aufstellen liesse, dass eine Grenze zwischen primären und secundären Knochen nicht zu ziehen sei.

Die ganze Frage gestaltet sich bei Würdigung aller Verhältnisse ohne Schwierigkeit wie folgt.

Als ich im Jahre 1849 primäre und secundäre oder Deckknochen scharf trennte, wurde ich von zweierlei Erwägungen geleitet, einmal von morphologischen und zweitens von histologischen. Vom ersteren Gesichtspuncte aus bezeichnete ich alle aus dem Primordialcranium hervorgehenden Knochen als primäre, die anderen als an der Aussenseite, d. h. ausserhalb des Perichondriums desselben aus kleinen Anfängen entstehende, nicht präformirte als Deck- oder Belegknochen. Zugleich schied ich auch die beiderlei Knochen scharf vom histologischen Standpuncte, indem ich angab, dass alle Deckknochen aus einer bindegewebigen Grundlage hervorgehen, die primären Knochen dagegen in und aus der knorpeligen Anlage verknöchern. Diese letztere Aufstellung galt zu der Zeit, als ich sie machte, als vollkommen richtig, indem man damals noch allgemein einen wesentlichen histologischen Unterschied zwischen der Knorpel- und Bindegewebsossification annahm und zweitens auch keine anderweitige Entstehung der primären Schädelknochen bekannt war, als diejenige, die mit einer Ossification im Knorpel beginnt. Mit der Zeit änderte sich jedoch die Sachlage wesentlich. Vorerst wurde durch H. Müller (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858) bewiesen, dass die Bildung des ächten Knochengewebes in den primären und Deckknochen ganz in derselben Weise statt hat und dass die Knorpelzellen, seltene Ausnahmen abgerechnet, nie in Knochenzellen sich umwandeln. Später zeigte Gegenbaur (l. s. c.), dass an Primordialcranien von Fischen (Alepidosaurus) und Amphibien nicht nothwendig die Verknöcherung intracartilaginös (H. Müller) oder endochondral (Strelzoff) beginnt, sondern auch perichondral auftreten kann, worauf dann durch Vrolik perichondrale (perichondrostotische [!] Vrolik) Verknöcherungen am Primordialschädel von Fischen und von Wiedersheim an demjenigen der Urodelen als sehr verbreitet nachgewiesen und ferner ge-

zeigt wurde, dass in manchen Fällen enchondrale (enchondrostotische (!) Vrolik) Verknöcherungen des Primordialschädels gar nicht vorkommen.

Ich bin nun recht gern bereit zuzugeben, dass in Folge dieser neu aufgefundenen Thatsachen die Definition der primären und Deckknochen anders gefasst werden muss, als ich dieselbe vor fast 30 Jahren gab, auf der andern Seite haben aber die Fortschritte in der histologischen Seite der Frage an den morphologischen Gesichtspuncten nichts geändert, doch will ich, bevor ich meinen jetzigen Standpunct auseinandersetze, noch zwei wichtige mit dieser Frage in naher Beziehung stehende Fortschritte unserer Erkenntniss hervorheben.

Von grosser Bedeutung erscheint mir erstens die längstbekannte, aber in neuerer Zeit fast in Vergessenheit gerathene oder wenigstens nach dieser Seite nicht gewürdigte Thatsache, dass auch am Rumpfe die primären, knorpelig vorgebildeten Knochen bei verschiedenen Geschöpfen in sehr verschiedener Weise verknöchern. Während bei den Säugern bei allen diesen Knochen unter früherer oder späterer Mitbetheiligung perichondraler (periostaler) Ablagerungen die Verknöcherung endochondral auftritt, zeigen die Röhrenknochen der Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische, wie ich nach dem Vorgange von Dugès, Rathke, Reichert, Bruch, H. Müller (l. c. S. 178. 198) u. a. gestützt auf zahlreiche eigene Beobachtungen angeben kann, ein ganz anderes Verhalten, indem hier die Verknöcherung wesentlich als eine perichondrale auftritt und der Knorpel in den Diaphysen entweder ganz schwindet, oder wenigstens nie in irgend erheblichem Masse verkalkt. Mit demselben Rechte oder Unrechte, mit dem perichondral entstandene Ossificationen des Primordialschädels eines Urodelen oder Fisches Deckknochen genannt worden sind, könnte und müsste man demnach auch die perichondral entstandenen Theile der Extremitätenknochen der niederen Wirbelthiere als Belegknochen bezeichnen!

Ein zweiter sehr wichtiger Punct sind die von O. Hertwig (M. Schultze's Archiv Bd. XI. 1874. Supplementheft) gegebenen Nachweise über die Entstehung der Deckknochen der niederen Wirbelthiere als Haut- und Schleimhautverknöcherungen, die zu den phylogenetisch in frühester Zeit auftretenden Hartgebilden beider Lagen (Zähnen, Stacheln) in genetischer Beziehung stehen. Wenn die Hertwig'schen Ableitungen richtig sind — und es ist nicht zu läugnen, dass dieselben auf eine bedeutende Zahl unzweifelhafter Thatsachen und bestechender Schlussfolgerungen sich gründen und somit die grösste Beachtung verdienen — und wenn dieselben auch auf die höheren Wirbelthiere und den Menschen übertragen werden dürfen — in welcher Beziehung ich mir übrigens ein endgültiges Urtheil noch vorbehalte — so ist klar, dass die Kluft zwischen den Verknöcherungen des Primordialskelettes und den Deckknochen noch grösser wird, als ich bisher dieselbe mir dachte, indem ich annahm, dass die letzteren wenn auch nicht aus dem Knorpelskelette, so doch aus einem den Anlagen desselben nahe stehenden Blasteme hervorgehen.

Die Sätze, zu denen die gegebenen Auseinandersetzungen leiten, möchte ich in folgender Weise zusammenstellen, indem ich noch bemerke, dass auch O. Hertwig wesentlich auf demselben Standpuncte steht, wie ich.

1) Die Unterschiede der primären oder primordialen und der Deck- oder Belegknochen (secundären Knochen) sind vom morphologischen Gesichtspuncte aus scharf und durchgreifend. Die ersteren sind Verknöche-

rungen des (knorpeligen) Primordialskelettes, die letzteren, ausserhalb dieses Skelettes gebildet und mit Wahrscheinlichkeit alle Haut- oder Schleimhautossificationen.

2. Die Deckknochen sind nie knorpelig vorgebildet, die primordialen Knochen dagegen ohne Ausnahme als Knorpel präformirt.
3. Die Art und Weise der Bildung des Knochengewebes ist bei beiderlei Knochen gleich.
4. Das primordiale Skelett verknöchert bei den niederen Wirbelthieren z. Th. nur perichondral, dann perichondral und endochondral und bei den Säugern z. Th. ebenso, z. Th. in erster Linie endochondral. — Die Ausdrücke perichondrale Knochen und Deckknochen sind nicht gleichbedeutend.

§ 33.

Entwicklung des Visceralskelettes des Kopfes.

Zur Vervollständigung der Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes haben wir nun noch von den Gesichtsknochen zu handeln, insoweit dieselben nicht schon beim Schädel zur Besprechung kamen und führt dies von selbst dazu, auch die äusseren Formen des Gesichtes zu berücksichtigen, ohne deren Kenntniss ein Verständniss der Gestaltung der Knochen nicht möglich ist.

Aeussere Gestalt des Gesichts.

Das Gesicht bildet sich aus zwei paarigen und einem unpaaren Gebilde hervor. Die ersteren sind der erste Kiemen- oder Visceralbogen mit seinem Ober- und Unterkieferfortsatze, die schon aus früheren Schilderungen bekannt sind, das unpaare Gebilde ist der Stirnfortsatz mit den äusseren und inneren Nasenfortsätzen. Um die Verhältnisse dieser verschiedenen Theile und ihre Umbildungen leichter verständlich zu machen, beginne ich mit der Hinweisung auf die Fig. 284, die ein Stadium zeigt, in welchem alle genannten Theile vollkommen ausgeprägt sind. Bei diesem menschlichen Embryo bildet der Mund, der im geöffneten Zustande dargestellt ist, eine grosse Querspalte, welche die schon gebildete Zunge (z) erkennen lässt. Begrenzt wird dieselbe nach hinten durch die vereinigten Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens (5), die wie einen primitiven Unterkiefer darstellen, während vor der Mundspalte seitlich die Oberkieferfortsätze desselben Kiemenbogens (4) und in der Mitte der Stirnfortsatz mit den Nasenfortsätzen einen fast zusammenhängenden Oberkiefertheil bilden. Der Stirnfortsatz erscheint als eine kurze und breite Verlängerung der Stirn, eine Betrachtung desselben von unten und auf Durchschnitten zeigt jedoch, dass derselbe die Verlängerung nicht blos des Schädeldaches, sondern auch der Schädelbasis ist

und mit Einem Worte das vordere Ende des gesammten Schädels darstellt. Es sind übrigens an diesem Stirnfortsatze ein mittlerer Theil, der eigentliche Stirnfortsatz, und zwei seitliche Anhänge, die äusseren Nasenfortsätze, zu unterscheiden. Der eigentliche Stirnfortsatz ist nichts anderes als eine Fortsetzung der Schädelbasis, welche im Gesicht als Nasenscheidewand erscheint, anfänglich kurz, niedrig und breit (dick) auftritt und erst allmälig in die bekannte typische Form übergeht. Das vorderste Ende dieses *Septum narium* erscheint im Gesicht in der späteren Zwischenkiefergegend in Gestalt eines breiten in der Mitte eingekerbten Vorsprunges (Fig. 285 *st*) der seitlich mit zwei Spitzen, den inneren Nasenfortsätzen, die äussere Nasenöffnung und eine zwischen diesem Vorsprunge und den Oberkieferfortsätzen gelegene Furche, die Nasenfurche begrenzt. Die äusseren Nasenfortsätze (*an*) sind die Fortsetzungen der Seitentheile des Schädels und entwickeln später in sich die

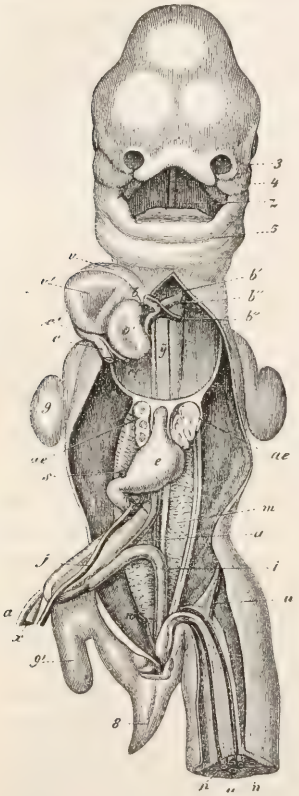


Fig. 284.

Fig. 285.

Fig. 284. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste. 3 linker äusserer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b Bulbus aortae; b'* erster bleibender Aortenbogen, der zur *Aorta ascendens* wird; *b''* zweiter Aortenbogen, der den *Arcus aortae* gibt; *b'''* dritter Aortenbogen oder *Ductus Botalli; y* die beiden Fäden rechts und links von diesem Buchstaben sind die eben sich entwickelnden Lungenarterien; *c'* gemeinsamer Venensinus des Herzens; *c* Stamm der *Cava superior* und *Azygos dextra; c''* Stamm der *Cava sup.* und *Azygos sinistra; o'* linkes Herzohr; *v* rechte; *v'* linke Kammer; *a e* Lungen; *e* Magen; *j Vena omphalo-mesenterica sinistra*; *s* Fortsetzung derselben hinter dem *Pylorus*, die später Stamm der Pfortader wird; *x* Dottergang; *a Art. omphalo-mesenterica dextra; m* Wolff'scher Körper; *i* Enddarm; *n Arteria umbilicalis; u Vena umbilicalis;* 8 Schwanz; 9 vordere; 9' hintere Extremität. Die Leber ist entfernt.

Fig. 285. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrössert. *u* Stelle wo der Unterkiefer sass; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *a n* äusserer Nasenfortsatz; *n* Nasengrube; *st* Stirnfortsatz; *g* Ausstülpung der Rachenschleimhaut (Hypophysistasche).

knorpeligen Siebbeinlabyrinthe und das knorpelige Dach sammt den Seitentheilen der vorderen Theile der Nasenhöhle. Im Stadium der Figg. 284 u. 285 begrenzen die äusseren Nasenfortsätze (seitliche Stirnfortsätze von Reichert) die Nasenlöcher von aussen und bilden zugleich mit dem Oberkieferfortsatze eine Furche, die von der Nasenfurche bis zum Auge verläuft und die Thränenfurche heissen mag, weil sie, wie Coste wohl mit Recht angibt, zum Thränenkanale sich gestaltet.

Indem ich nun mit Bezug auf die allererste Entwicklung der äussern Gesichtsform auf die später zu gebende Bildungsgeschichte des Geruchsorganes und des Darmkanales verweise, wende ich mich gleich zur Schilderung der wichtigsten weiteren Veränderungen, durch welche die noch sehr unvollkommene Gestaltung der Fig. 284 in die bleibende übergeht. Die äusseren Theile anlangend, so ist das Erste, dass Stirnfortsatz und die Oberkieferfortsätze einerseits, anderseits aber diese letzten Fortsätze und der äussere Nasenfortsatz ganz mit einander verschmelzen, wodurch ein vollständiger Oberkieferrand und eine einfache jedoch noch wenig ausgedehnte Wangengegend entsteht. Ist dies geschehen, so entwickelt sich der Rand der Oberkiefergebilde zur Lippe und zum Alveolarrande der Ober- und Zwischenkiefer, während äusserlich aus dem Stirnfortsatze im weiteren Sinne ganz allmälig die Nase hervorwuchert, und aus einer breiten, platten primitiven Gestalt immer mehr in die schlanke typische Form übergeht, in welcher Beziehung auf die naturgetreuen Abbildungen von Erdl und A. Ecker verwiesen wird.

Bildung des Gaumens.

Während die ersten der eben erwähnten Veränderungen sich einleiten, gehen auch mehr in der Tiefe namhafte Umgestaltungen vor sich. Anfangs ist die Mundhöhle eine weite Höhle, an deren Dach ganz vorn die Geruchshöhlen durch zwei kleine Löcher (Figur 286 *in*) die ich die inneren Nasenöffnungen nenne, ausmünden. Bald jedoch und zwar schon vor dem Ende des 2. Monates beginnt ein Vorgang durch welchen schliesslich die einfache Mundhöhle in einen unteren grösseren digestiven und einen oberen engen respiratorischen Abschnitt gesondert wird. Es wuchern nämlich (Fig. 286) die Oberkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens nicht blos äusserlich, sondern auch innerlich in

Fig. 286.

Fig. 286. Kopf eines menschlichen Embryo aus der 8. Woche von unten. Der Unterkiefer ist weggenommen, um die grosse Spalte in der Mundrachenhöhle *m r* zu zeigen, welche später durch Vortreten und Verwachsen der Gaumenfortsätze *g* geschlossen wird. *an* Aeussere Nasenöffnungen; *in* innere Nasenöffnungen oder Ausmündungen des Labyrinthes, von den Choanen wohl zu unterscheiden.

Gestalt einer Leiste oder Platte (*g*, die ich die Gaumenplatte nannte, anfänglich (Dursy. Fleischer) in schief absteigender, später in horizontaler Richtung medianwärts, so dass sie eine immer enger werdende Spalte, die Gaumenspalte, zwischen sich offen lassen, deren Verhältnisse an Frontalschnitten des Gesichtes aus einer späteren Zeit die Fig. 287 sehr deutlich zeigt. Von der achten Woche an verschmelzen dann die Gaumenplatten untereinander von vorn nach hinten, so jedoch, dass sie vorn auch mit dem unteren breiten Rande der noch ganz kurzen Nasenscheidewand sich vereinen. In der 9. Woche ist der vordere Theil des Gaumens, der dem späteren harten Gaumen entspricht, schon vollkommen geschlossen, der weiche Gaumen dagegen noch gespalten, doch bildet sich dieser von nun an rasch aus und zeigen Embryonen der zweiten Hälfte des dritten Monates das Velum gebildet und auch die Uvula im Entstehen begriffen, die übrigens schon vor der Vereinigung der beiden Hälften des *Palatum molle* als eine kleine Hervorragung an den hintern Enden derselben zu erkennen ist (Fig 288).

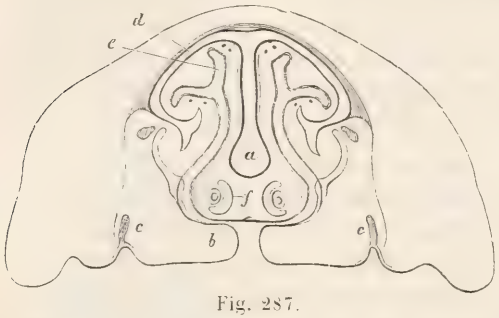


Fig. 287.

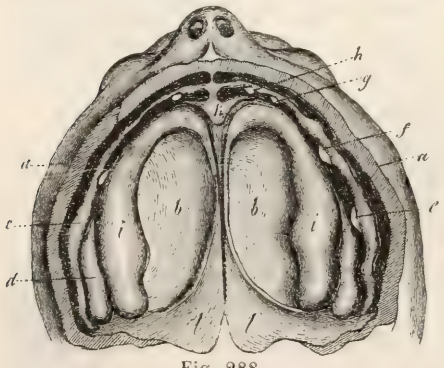


Fig. 288.

Hartgebilde des Gesichtes.

Wir kommen nun zur Betrachtung der Hartgebilde des Gesichtes, die einer-

Fig. 287. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtstheil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr. *a* knorpelige Nasenscheidewand; *b* Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit der Gaumenspalte; *c* die jungen Schmelzkeime der Backzähne des Oberkiefers; *d* knorpelige Decke der Nasenhöhle *e*; *f* *Jacobson*'sche Organe sammt den sie begrenzenden Knorpeln.

Fig. 288. Oberkiefer und Gaumen eines 9 Wochen alten Fötus, 9mal vergr. *a* Lippen abgeschnitten; *b* Gaumen; *c* äusserer Zahnwall; *d* innerer Zahnwall; *e* Papille des ersten Backzahnes; *f* Papille des Eckzahnes; *g* des zweiten; *h* des ersten Schneidezahns; *i* Gaumenwülste; *k* Zwischenkiefergegend; *l* weicher Gaumen, noch gespalten.

seits im Zusammenhange mit dem ersten Kiemenbogen, anderseits, wie diess schon im vorigen § auseinandergesetzt wurde, vom vordersten Ende des eigentlichen Schädels aus sich entwickeln.

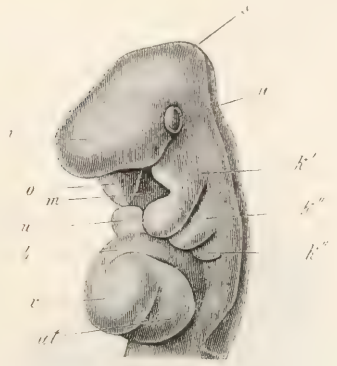


Fig. 289.

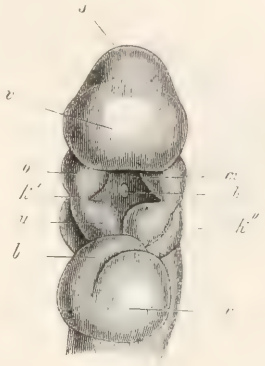


Fig. 290.

Erster Kiemenbogen.

Der erste Kiemenbogen besteht anfänglich aus einer weichen Bildungsmasse, welche, wie wir früher sahen (S. 258), von der Schädelbasis und zwar der Gegend des hinteren Keilbeines aus in die ursprüngliche Bauchwand hineinwuchert in ähnlicher Weise wie am Rumpfe die Bauch- oder Visceralplatten (S. S. 219). Anfänglich von einander getrennt (Figg. 289, 290) verschmelzen später diese beiden Bogen miteinander (Fig. 291) und treiben zugleich nahe an ihrem Ausgangspuncte an der Schädelbasis dicht hinter dem Auge den schon mehrfach erwähnten Oberkieferfortsatz (Fig. 291 *o*; Fig. 175—178), der im Zusammenhange mit der Bildung der Nasen- und Thränenfurche ein freies vorderes Ende erhält (m. vergl. Figg. 291 u. 285). Dieser Bildungsweise zufolge sind Ober- und Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens bei ihrer ersten Bildung aussen vom Ectoderma und innen vom Entoderma des Mundes (das eigentlich noch zum Ectoderma gehört) und demjenigen des Rachens bekleidet, während ihre inneren Theile von einer Mesodermalage gebildet werden, die anfänglich als eine ganz zusammenhängende erscheint. In zweiter Linie bildet sich im Unterkieferfortsatze Knorpel, während das obere Ende des ersten Kiemenbogens und sein Oberkieferfortsatz anfänglich noch weich bleiben und erst später Deckknochen ent-

Fig. 289. Kopf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. 12mal vergr. *v* Vorderkopf mit dem Vorderhirn; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k'* erster Kiemenbogen; *o*, *u*, dessen Ober- und Unterkieferfortsatz; *m* Mundöffnung; *h* Hypophysistasche; *k''* *k'''* 2., 3. Kiemenbogen; *b* *Bulbus aortae*; *v* Kammer; *at* Atrium.

Fig. 290. Derselbe Kopf von vorn und unten. Buchstaben wie Fig. 289.

wickeln. So zerfällt dieser Bogen in zwei Haupttheile, von denen der erstere den knorpeligen Ambos und den Hammer sammt dem sogenannten Meckel'schen Knorpel oder Fortsatze, der andere das Gaumenbein

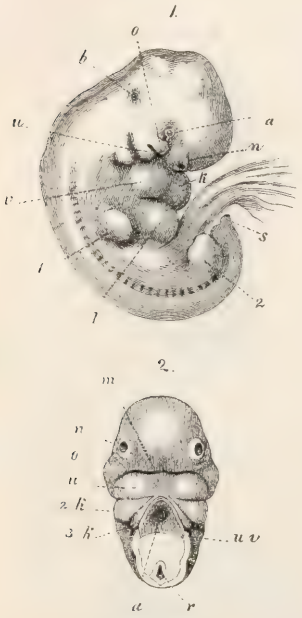


Fig. 291.

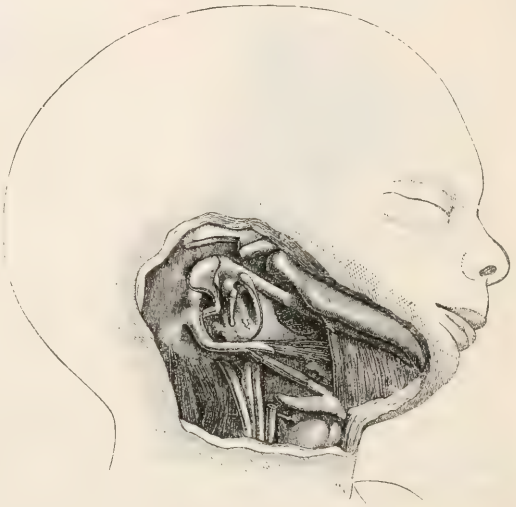


Fig. 292.

Fig. 291. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 13 mm, vergr. 1. in der Seitenansicht. Das Nabelbläschen, das einen ganz kurzen Stiel hatte, $^2/_3$ der Grösse des Embryo besass und auf der linken Seite seine Lage hatte, ist nicht dargestellt. 2. Kopf desselben Embryo von unten. *a* Auge; *n* Nasengrübchen; *o* Oberkieferfortsatz; *u* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *b* leichte Erhebung, die die Stelle des Labyrinthes andeutet; *v* rechte Vorkammer; *k* rechte Kammer; *l* Leber; 1 vordere, 2 hintere Extremität; *s* schwanzartiges Leibesende; *m* Mundspalte; 2 *k* zweiter; 3 *k* dritter Kiemenbogen; *u v* untere Vereinigungshaut, hier als Bekleidung des Herzens erscheinend, das abgeschnitten ist: *a* in Fig. 2 Aorta; das Mark *r* etwas verzerrt. Die Gegend zwischen den letztgenannten zwei Theilen in 2. nicht ausgezeichnet, weil hier eine Nadel zur Fixirung durchgestossen war.

Fig. 292. Kopf und Hals eines menschlichen Embryo aus dem fünften Monate (von circa 18 Wochen) vergrössert. Der Unterkiefer ist etwas gehoben, um den Meckel'schen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Aussen an demselben liegt der *Nervus mylohyoideus*, innen davon der Querschnitt des *Pterygoideus internus* und der *M. mylohyoideus*. Das Trommelfell ist entfernt und der *Annulus tympanicus* sichtbar, der mit seinem breiten vorderen Ende den Meckel'schen Knorpel deckt und dicht hinter sich den Eingang in die *Tuba Eustachii* zeigt. Ausserdem sieht man Ambos und Steigbügel sammt dem *Promontorium*, dahinter die knorpelige *Pars mastoidea* mit dem *Proc. mastoideus* und dem langen gebogenen *Pr. styloideus*, zwischen beiden

und den Oberkiefer und vielleicht auch die innere Lamelle des *Processus pterygoideus* liefert.

Cartilago Meckelii.

Der äusserst wichtigen von Reichert gemachten Entdeckung von der Entwicklung der beiden genannten Gehörknöchelchen aus dem Unterkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens (No. 193, 15 a) ging die Beobachtung eines Knorpelstreifens durch J. F. Meckel voran (Anat. IV. S. 47), welcher bei Embryonen vom Hammer aus an den Unterkiefer sich erstreckt. Die Fig 292 zeigt diesen Meckel'schen Fortsatz oder Knorpel von einem $4^1/_2$ Monate alten menschlichen Embryo. Derselbe tritt als ein ziemlich starker cylindrischer Knorpelstrang oben und vorn aus der noch sehr engen Paukenhöhle hervor, gedeckt von dem verbreiterten Ende des vorderen Schenkels des um diese Zeit noch sehr zarten knöchernen *Annulus tympanicus*. Medianwärts von der *Parotis* und der *Carotis externa* gelegen, wendet sich derselbe gleich an die innere Seite des Unterkiefers und verläuft hier in einer bei 3 und 4 monatlichen Embryonen sehr stark ausgeprägten Furche nach vorn, bis nahe an die vorderen Enden beider Unterkieferhälften, wo die beiden Knorpel schliesslich bis zur Berührung kommen. In seiner Lage am Kiefer befindet sich der Knorpel hinten zwischen dem Knochen und dem *Pterygoideus internus* mit dem *Nervus lingualis* an seiner medialen und dem *Nervus mylohyoideus* an seiner lateralen Seite, während der *Maxillaris inferior* gerade über ihm seine Lage hat. Weiter nach vorn liegt der Meckel'sche Knorpel hart am Ansatze des *Musculus mylohyoideus*, jedoch an der Aussenseite des Muskels, so dass er hier nur vom Biventer und der *Glandula submaxillaris* verdeckt wird und eine verhältnissmässig oberflächliche Lage hat. Ganz vorn endlich tritt der Knorpel an die mediale (obere) Seite des *Musc. mylo-hyoideus* und befindet sich mit seinem vordersten Ende unmittelbar unter der Schleimhaut der Mundhöhle, d. h. den Keimen der Schneidezähne. Entfernt man den Paukenring und das Trommelfell, so gewahrt man, dass der Knorpel, ungefähr so wie später der *Processus Folianus* mit dem Hammer sich verbindet, genauer bezeichnet vom Kopfe desselben abgeht und mit ihm Eins ist.

Hammer. Ambos.

Dieser Fortsatz nun, sowie der Hammer und Ambos, sind, wie Reichert mit vollem Rechte lehrt, weitere Entwicklungen des Unterkieferfortsatzes des ersten Kiemenbogens. Derselbe sondert sich, indem er im Innern knorpelig wird, welche Verknorpelung gleichzeitig mit derjenigen der Wirbel (beim Menschen in der 3. u. 4. Woche vor sich geht,

das *Foramen stylo-mastoideum*; ferner den *M. styloglossus*, darunter das *Lig. stylo-hyoideum* zum *Cornu minus ossis hyoidei*, dessen *Cornu majus* auch deutlich ist, und den abgeschnittenen *M. stylo-hyoideus*. Am Halse sind blossgelegt der *N. hypoglossus*, die *Carotis*, der *Vagus*, einige Muskeln und der Kehlkopf zum Theil.

zuerst in zwei Abschnitte, ein kleineres hinteres und ein grösseres vorderes Stück, und dann nimmt der erstere und der hintere Theil des letzteren durch besondere Wachsthumserscheinungen nach und nach die Formen des Ambosses und Hammers an, so jedoch, dass der letztere mit dem vorderen Knorpelstücke verbunden bleibt. Zugleich drängen sich Hammer und Ambos wie in einen Theil der ersten Kiemenspalte (die spätere Paukenhöhle), ein, ohne wirklich in die Höhlung derselben zu gelangen und setzen sich mit dem Steigbügel in Verbindung. Die weiteren Schicksale dieser Theile nun sind folgende:

Hammer und Ambos, anfangs ganz knorpelig, beginnen im 4. oder 5. Monate zu verknöchern und zeigen hierbei das Eigenthümliche, dass sie in erster Linie vom Perioste aus ossificiren. Im 6. Monate sind beide Knöchelchen scheinbar ganz ausgebildet, doch ist um diese Zeit weder die äussere periostale Knochenlage ringsherum vorhanden, noch auch der innere Knorpel ganz geschwunden. Ja es behält nach neueren Untersuchungen der Hammer auch später noch, sowohl an seiner Oberfläche als im Innern (am *Processus brevis* und am Manubrium) Knorpelreste und verknöchert eigentlich nie vollständig. (S. Gruber in Wochenbl. d. Ges. d. Wiener Aerzte 1867 No. 1: Prussak, Archiv f. Ohrenheilk. Bd. III; Brunner, Beitr. z. Anat. d. mittl. Ohres 1870: Rüdinger, Beiträge zur Histol. d. mittl. Ohr 1873.)

Der Meckel'sche Knorpel ist kein so vergängliches Gebilde wie Viele anzunehmen geneigt sind. Beim Menschen liegen die vorderen Enden dieser Knorpel dicht beieinander in der Gegend der späteren *Sutura maxillaris*, sind jedoch in der Regel (ob immer ist noch zu untersuchen) nicht untereinander verbunden, wie diess bei Säugethieren stets der Fall ist. Mit der Entwicklung des Unterkiefers halten dieselben noch eine Zeit lang Schritt, verkümmern dann aber vom 6. Monate an in dem grössten Theile ihres Verlaufes mit einziger Ausnahme ihres vordersten Endes, welches schon sehr früh (im 3. Monate) sich verbreitert und verknöchernd mit dem vordersten Theile des Unterkiefers verschmilzt und spurlos in demselben aufgeht. Ausserdem erhält sich auch noch ein knorpeliger Rest des fraglichen Organes in dem der Mundhöhle zugewendeten Theile der Symphyse bis nach der Geburt, ohne mit dem Unterkiefer zu verschmelzen, welches Knorpelstück im ersten Jahre bei der Vereinigung der beiden Unterkieferhälften entweder mit dem Knochen verschmilzt oder vergeht. Aus dem hintersten Ende des Meckel'schen Knorpels, von der *Ligula* am *Foramen alveolare* bis zur *Fissura petroso-tympanica*, gestaltet sich, indem der Knorpel vergeht, das *Ligamentum laterale internum maxillae inferioris*, das somit mit Recht als ein für das Gelenk unwichtiges Band angesehen wird.

Bei Säugern ist das spätere Schicksal des Meckel'schen Knorpels in manchen Beziehungen ähnlich wie beim Menschen, doch fehlten bis vor Kurzem zusammenhängende Beobachtungsreihen bei verschiedenen Typen, obschon in den Arbeiten von Reichert (No. 139), Bruch (l. i. cc.), Semmer (No. 229 u. A. manches Brauchbare und Richtige niedergelegt ist. Vor Kurzem hat nun aber einer meiner Zuhörer, Herr Baumüller, den Meckel'schen Knorpel des Schweines in seinen verschiedenen Phasen genau verfolgt und hiebei folgendes Wesentliche gefunden: 1) Das hinterste Ende des Meckel'schen Knorpels wird zum Hammer, doch geht der *Processus Folianus* nicht direct aus dem Knorpel hervor, sondern entsteht unabhängig von diesem. 2) Das nächstfolgende Stück, vom Hammer an bis etwa zur Mitte des *Processus alveolaris* des Unterkiefers, wird nach vorausgegangener Verkalkung resorbirt. 3) Das vordere Stück endlich ossificirt — mit Ausnahme seines allervordersten Endes, das der Auflösung anheimfällt — und wird dem Unterkiefer einverleibt, so jedoch, dass dasselbe immer eine oberflächliche Lage beibehält. Ich kann diese Angaben für das Schaf bestätigen, worüber in der Anmerkung mehr.

Maxilla inferior

An der Aussenseite des Meckel'schen Fortsatzes bildet sich der Unterkiefer und steht dieser Knochen wesentlich in demselben Verhältnisse zu ihm, wie die Deckknochen am Schädel zum Primordialcranium. Von einem kleinen unscheinbaren Anfange an, der schon in der zweiten Hälfte des zweiten Monates, mithin sehr früh auftritt, gestaltet sich derselbe bald zu einem länglichen, halbrinnenförmigen, an der Aussenseite des Meckel'schen Fortsatzes gelegenen Scherbchen und wird schon im Anfange des dritten Monates grösser als dieser, während zugleich seine verschiedenen Fortsätze sich zu entwickeln beginnen, und der Knochen allmälig rinnenförmig sich gestaltet, wobei er bei gewissen Thieren eine anfangs selbständige mediale Lamelle erhält (Semmer), die jedoch bald mit der Hauptmasse verschmilzt. Der Unterkiefer ist somit nicht knorpelig angelegt, wie Strelzoff in neuester Zeit behauptet, wohl aber entwickelt derselbe, wie J. Brock in einer sorgfältigen Arbeit (l. i. c.) nachgewiesen, schon sehr früh (bei Schweineembryonen von 4 cm Länge) am hintern Ende einen Knorpelansatz, der bald den ganzen Angulus und Condylus bildet und auch weit ins Innere sich erstreckt. Auch beim Menschen tritt, wie ich schon vor langer Zeit mittheilte, eine solche knorpelige Epiphyse am Gelenkkopfe auf, ausserdem aber verdient alle Beachtung, dass beim Menschen der vorderste Theil des Meckel'schen Knorpels ossificirend mit dem Unterkiefer verschmilzt und dieser Knochen somit nicht ein reiner Deckknochen ist. Ferner bemerke ich, dass in der im ersten Jahre vergehenden Naht oder Syndesmosis beider Unterkieferhälften manchmal ein kleiner, besonderer, einfacher oder

doppelter ?) Knochenkern sich bildet, der bald mit dem Ganzen verschmilzt.

Maxilla superior, Palatinum, Processus pterygoideus.

Im Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens entwickeln sich die Flügelbeine (*Lamina medialis processus pterygoidei*), die Gaumenbeine und der Oberkiefer, die alle einer knorpeligen Anlage ermangeln und die Bedeutung von Belegknochen zu haben scheinen, in welcher Beziehung übrigens alle Beachtung verdient, dass zwei dieser Knochen an der medialen Seite des Primordialcranium, einer an seiner lateralen Fläche sich bildet. Das letzte ist der Fall beim Oberkiefer, der an der Aussenseite des Nasenflügelknorpels und unterhalb desselben entsteht und so die Stelle eines Deckknochens dieses Knorpels vertritt, obschon die Anlage desselben unzweifelhaft auf den Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens führt. Verschieden hiervon liegt das Gaumenbein bei seinem ersten Auftreten, wie Dursy angibt (No. 94, St. 200 Taf. VII. Fig. 11), an der medialen Seite des seitlichen Nasenknorpels zwischen diesem und der knorpeligen unteren Muschel, welche Lage jedoch nur für die vorderen Theile dieses Knochens zutrifft, indem derselbe weiter hinten an der unteren und Aussenseite des Nasenknorpels seine Lage hat. Eine ähnliche Lage hat auch das Flügelbein an der medialen Seite des knorpeligen *Processus pterygoideus* (*Lamina lateralis Proc. pterygoidei*) und weisen diese Verhältnisse darauf hin, dass die letzten beiden Knochen »Schleimhautknochen« sind (s. oben).

Die genannten Knochen treten alle am Ende des zweiten Monates auf und zwar das Pterygoideum und Palatinum mit Einem Kerne, zu denen jedoch beim letzteren Knochen nach Rambaud und Renault nach der Geburt (wann ?) noch zwei nicht constante Apophysenkerne an der medialen und lateralen Seite des *Processus pyramidalis* dazu kommen, die im 12. und 13. Jahre noch nicht verschmolzen sind (l. i. c. Pl. XIII. Fig. 8). Beim Oberkiefer beschreiben Aeltere (Béclard, Meck. Arch. VI.) und Neuere (Rambaud und Renault) mehrfache (5 Kerne, da dieselben jedoch sehr früh (im 3. — 5. Fötalmonate) verschmelzen, so ist noch genauer zu untersuchen, ob dieselben wirklich beständig sind und nicht in die Kategorie jener wandelbaren Ossificationspuncte fallen, die bei Deckknochen namentlich so häufig sind. Ein von den genannten französischen Autoren unter dem Namen, »*Os sousvomerien*« beschriebener, die Begrenzung des *Canalis incisivus* darstellender und einen Theil der *Crista nasalis* bildender Kern macht vielleicht eine Ausnahme, da derselbe im ersten Jahre noch nicht mit den übrigen Knochen verschmolzen sein soll und selbst im 15. — 20. Jahre noch als getrenntes Stück vorkommen kann (l. c. Pl. 12. Fig. 13, 14, 15), Angaben, von denen die erstere lange nicht für alle Fälle zutrifft.

Auch das Wangenbein geht aus dem Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens hervor, ebenso wie der Oberkiefer. Seine Verknöcherung geschieht nach neueren Erfahrungen mit zwei Kernen (s. Quain's Anatomy VIII. Edition pag. 72). *Os zygomaticum*

Zur Vervollständigung der gegebenen Schilderung sind nun endlich noch die sogenannten Gesichtsknochen zu erwähnen, die ganz unzweifelhaft als Belegknochen des vordersten Theiles des Schädels sich entwickeln. Es sind dies die Nasenbeine, die Thränenbeine, die Pflugschaar und die Zwischenkiefer. Die Nasenbeine und Thränenbeine, die im Anfange des 3. Monates verknöchern, sind ächte Belegknochen des knorpeligen Siebbeines. Die nämliche Stellung hat auch der Vomer zur Nasenscheidewand, der im 3. Monate aus zwei Hälften entsteht und lange Zeit hindurch die Form eines zusammengebogenen Plättchens mit einer Rinne an seiner oberen Seite hat. Was die Zwischenkiefer anlangt, so finde ich wie Dursy, dass dieselben als selbständige Knochen sich entwickeln, jedoch ungemein bald mit dem Oberkiefer verschmelzen. Bei Embryonen von 10 Wochen sind dieselben übrigens immer noch fast ganz von den Oberkiefern getrennt, mit Ausnahme einer kleinen Verbindung an der Gesichtsfläche. In der 11. und 12. Woche ist die Verbindung hier inniger, dagegen immer noch am Gaumentheile eine Spalte vorhanden, welche, wie bekannt, auch später noch sich vorfinden kann. Bei der doppelten Hasenscharte mit Wolfsrachen bleibt wegen der mangelnden Vereinigung der Oberkieferfortsätze und der inneren Nasenfortsätze die Verbindung der Oberkiefer und Zwischenkiefer aus und spricht das selbständige Auftreten von Knochenstücken, welche die Schneidezähne tragen, in dem von der Nasenscheidewand getragenen Stummel, wie leicht ersichtlich, entschieden zu Gunsten der Annahme einer selbständigen Entstehung des *Os intermaxillare*, welches diesem zufolge am vordersten Ende des Septum narium ungefähr dieselbe Stellung einnehmen würde, wie weiter hinten der Vomer.

Nasenbein
Thränenbein
Vomer.
Zwischenkiefer.

Wir wenden uns nun schliesslich auch noch zur Besprechung der Umwandlungen des zweiten und der folgenden Kiemenbogen. Nicht blos der erste, sondern auch der 2. und 3. Kiemenbogen gehören, wie die Fig. 293 lehrt, ursprünglich zum Kopfe. Im weiteren Verlaufe, mit dem Hervortreten des eigentlichen Gesichtes rücken jedoch die hinteren Kiemenbogen immer mehr an den Hals und hier liegt dann auch der grössere Theil der bleibenden Gebilde, die aus diesen Bogen hervorgehen.

Zweiter und dritter Kiemenbogen.

Der zweite Kiemenbogen ist in seiner Umwandlung ebenfalls vor Allem von Reichert verfolgt worden, dessen Darstellung

Zweiter Kiemenbogen.

folgende ist. Ursprünglich mit der Schädelbasis in der Gegend des hinteren Keilbeines verbunden, trennt sich dieser zweite Bogen von derselben, sowie die Entwicklung der knorpeligen Gehörkapsel beginnt, indem sein Anfangsstück verschwindet. Der Rest sondert sich in bestimmter Weise in knorpelige und weiche Theile. Das Anfangsstück wird zum Steigbügel und setzt sich mit dem Labyrinthe in Verbindung. Das folgende nicht verknorpelnde Stück des zweiten Bogens wird zum *Musculus stapedius*. Dann kommt ein langes Knorpelstück, das mit der *Pars mastoidea* des Primordialschädels verschmilzt und, wenn es verknöchert, die *Eminentia papillaris* an der hinteren Wand der Paukenhöhle und den *Processus styloideus* liefert. Von diesem aus geht ein zusammenhängender Knorpelstreifen bis gegen die Mittellinie des Halses, verschmilzt jedoch nie mit dem der anderen Seite und gestaltet sich später zum *Cornu minus ossis hyoidei* und zum *Ligamentum stylo-hoideum*.

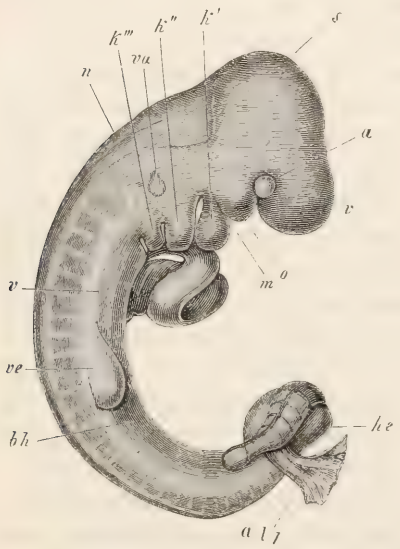


Fig. 293.

An dieser Darstellung Reichert's habe ich nach meinen Untersuchungen an jungen Säugethierembryonen folgendes zu ändern.

Knorpel des 2. Kiemenbogens oder Reichert'scher Knorpel.

Indem ich für einmal vom Steigbügel absehe, bemerke ich, dass die Skelettgebilde im zweiten Kiemenbogen, sobald sie als solche erkennbar werden, auf jeder Seite einen einzigen langen schlanken Knorpelstab darstellen, der von der knorpeligen Gehörkapsel vor- und medianwärts vom Zitzenfortsatz unmittelbar hinter der Paukenhöhle und den Gehörknöchelchen und lateralwärts von denselben und dem *Nervus facialis* ausgeht und bis in die vordere Halsgegend und zum Körper des Zungenbeins

Fig. 293. Kaninchenembryo von 10 Tagen nach Entfernung des Amnion, der Allantois *al* und der Keimblase, und mit blosgelegtem Herzen, 12mal vergr. *v* Vorderkopf; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k' k'' k'''* erster, zweiter, dritter Kiemenbogen; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens. Von Kiemenspalten sind 3 sichtbar. Die vierte ebenfalls vorhandene war mit der Loupe nicht zu erkennen; *v* Herzkammer, davor der *Bulbus aortae*, dahinter der Vorhof; *ve* vordere Extremität; *he* hintere Extremität; *m* Mundgegend; *va* Gehörorgan; *vp* Visceralplatte; *bh* primitive Bauchhaut; *n* Nackenhöcker, Gegend des 4. Ventrikels.

sich erstreckt. Dieser Reichert'sche Knorpel, wie ich ihn nennen will, ist mit dem knorpeligen Felsenbeine ohne Spur einer Grenzlinie verschmolzen und Eins, dagegen hängen die beiden Knorpel vorn am Halse nie miteinander zusammen, setzen sich vielmehr, wie es scheint, gleich nach ihrem Entstehen sofort mit den Seitentheilen des Zungenbeinkörpers in Verbindung, und hier gliedern sich dann auch bei Säugethiere, zwei kleinere Stücke auf jeder Seite ab, während das Hauptstück mit dem Schädel verbunden bleibt. Verknöchernd bilden dann die genannten 3 Stücke das vordere (kleine) Horn des Zungenbeins, dessen längstes Schädelstück entweder durch Knorpel oder Bandmasse mit dem Petrosum verbunden ist. Beim Menschen sind die Verhältnisse anfangs dieselben wie bei Säugern, nur gliedern sich keine besonderen Stücke vom Reichert'schen Knorpel ab. Die späteren Schicksale dagegen erscheinen insofern andere, als das mittlere Stück eines jeden Knorpels zu Bandmasse sich gestaltet und das *Ligamentum stylo-hyoideum* darstellt, während das Schädelstück zum *Processus styloides* und das Zungenbeinstück zum *Cornu minus* verknöchert, doch ist, wie längst bekannt, die Länge dieser drei Theile eine sehr wechselnde und können unter Umständen der Griffel und das kleine Zungenbeinhorn so entwickelt sein, dass das Zwischenband äusserst kurz wird oder selbst ganz fehlt.

Kleines Horn des Zungenbeins.

Lig. stylo-hyoideum.

Proc. styloides

Was den Steigbügel anlangt, so ist in erster Linie zu besprechen, ob derselbe überhaupt ein Theil eines Kiemenbogens sei. Nach Reichert (No. 15 a, S. 45, 70, 126) geht zwar die Columella der Vögel und der Stapes der Säuger aus dem 2. Kiemenbogen hervor, nicht aber das Operculum der Urodelen, welches von vielen Forschern als diesen Gehörknöchelchen gleichwerthig erachtet wird, indem das Operculum seine Entstehung dem Labyrinthknorpel verdanke und somit einen ganz anderen Werth habe. In gleichem Sinne spricht sich viel später nach eigenen Untersuchungen über die Tritonen Semmer (No 229 S. 36 Fig. X—XIII) aus, der das Operculum als den unverknöcherten Rest der das Prooticum bildenden Wand des Labyrinthknorpels betrachtet. Für diese neue Auffassung der steigbügelähnlichen Bildungen im Ohre, der für die Urodelen auch Wiedersheim sich anschloss (l. i. c. S. 501 Fig. 6), traten für den Frosch und die Säugethiere Parker (No. 172, 175 und Skull of the pig l. i. c.) und für die Säuger J. Gruber l. i. c.) auf und erscheint somit, wie die Sachen jetzt liegen, nicht nur die Abstammung des Operculum der Urodelen, sondern auch die der Columella der Reptilien und Vögel und die des Stapes der Säuger vom 2. Kiemenbogen als in Frage gestellt. In Betreff der Urodelen habe ich kein eigenes Urtheil, kann jedoch nicht umhin zu bemerken, dass, wie mir scheint, das letzte Wort in der Angelegenheit der steigbügelähnlichen Skeletttheile der unter den

Steigbügel.

Säugern stehenden Wirbelthiere noch nicht gesprochen ist. Wenn man weiss, dass A. Günther und Huxley bei *Sphenodon (Hatteria) punctatum*, einer Eidechse, eine unmittelbare Verbindung des Zungenbeins mit der Columella bestimmt nachgewiesen haben und zwar durch Knorpel (Huxley) und ferner bedenkt, dass bei manchen Urodelen das Zungenbein wenigstens indirect durch die *Ligamenta hyo-suspensoriale* und *suspensorio-stapediale*, Huxley (Huxley, On Menobranchus in Proc. zool. society 1874, pag. 192, und Wiedersheim l. c.) mit der Columella verbunden ist, von welchen Bändern das letztere nach Wiedersheim bei Amphiuma und Menopoma selbst durch eine von der Columella ausgehende Knorpelspange vertreten sein kann (l. c. S. 502), so wird man nicht umhin können zuzugeben, dass die Frage nach der Bedeutung der Columella vielleicht doch noch einer eingehenden Prüfung bedarf und bei den niederen Wirbelthieren wenigstens Eine bestimmte Thatsache für die Zugehörigkeit derselben zum zweiten Kiemenbogen spricht. Bei den Säugethieren liegt die Sache viel schwieriger. In erster Linie bemerke ich, dass ich nach meinen bisherigen Wahrnehmungen Parker's und J. Gruber's Angaben, denen zufolge der Steigbügel mit dem knorpeligen Labyrinthe ursprünglich eins sein soll und erst in zweiter Linie von demselben sich abgrenze, nicht zu stützen vermag. Bei Kaninchen derselben Grösse, wie diejenigen, die Gruber untersuchte, und bei noch etwas jüngeren, fand ich den Steigbügel schon deutlich vom knorpeligen Labyrinthe abgegrenzt und habe ich überhaupt bisher kein Stadium gefunden, in dem Labyrinth und Steigbügel im Knorpelzustande Eins gewesen wären. Dagegen ist allerdings zuzugeben, dass Labyrinth und Stapes vom Zeitpunkte des ersten Deutlichwerdens beider Theile an durch eine ganz dünne Faserlage so miteinander verbunden sind, wie etwa die Anlagen der knorpeligen Rippen und Wirbel, oder diejenigen von Hammer und Ambos, so dass, wenn auch nicht im Knorpelzustande, so doch möglicherweise in der ersten weichen Anlage beide Theile zusammenhängende Gebilde sind. Auf der anderen Seite ist es mir bis anhin auch nicht geglückt, eine Verbindung des Steigbügels mit dem Reichert'schen Knorpel zu finden, vielmehr kann ich mit voller Bestimmtheit behaupten, dass eine solche beim knorpeligen Zustande der Theile nicht einmal durch Bandmasse statt hat, wenn auch Steigbügel und oberes Ende des Reichert'schen Knorpels sich sehr nahe liegen.

Der Steigbügel des Menschen ist ursprünglich ein plumpes keulenförmiges Gebilde, das später durch Resorption ein Loch erhält und dann nach und nach seine typische Form gewinnt. Der Steigbügel verknöchert später als die anderen Gehörknöchelchen und zwar nach Rathke mit drei Kernen.

Der dritte Kiemenbogen wird nur in seinen vorderen ver- Dritter Kiemenbogen.
einigten Theilen knorpelig und gestaltet sich zum Zungenbeinkörper und zu den grossen Hörnern, welche im Knorpelzustande beim Kaninchen anfänglich aus vier besonderen Stücken bestehen. Bei einem Rindsembryo von 35 mm bilden diese Theile ein einziges Stück und dasselbe finde ich beim Menschen im 3. Monate. Die Ossification des Zungenbeins beginnt gegen das Ende des Fötallebens in den grossen Hörnern und entwickelt sich der Knochen aus fünf Stücken, die häufig unverschmolzen sich erhalten.

Nach Beschreibung der Entwicklung der einzelnen Kopfknochen füge ich noch einige Bemerkungen über das Gesammtwachsthum des Wachsthum des Schädels als Ganzes.

Fig. 294.

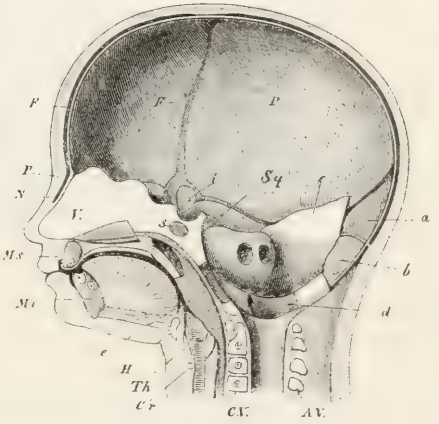


Fig. 295.

knöchernen Kopfes bei. Die am meisten in die Augen fallende Erschei-

Fig. 294. Senkrechter Durchschnitt durch den Schädel eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. Die Schädelbasis erhebt sich in der Gegend der spätern Sattellehne in einen grossen mittleren, am Ursprunge im Innern knorpeligen, sonst häutigen Fortsatz, welcher der mittlere Schädelbalken Rathke's ist. Von diesem zieht sich bis zu 2 eine Falte der harten Hirnhaut, das *Tentorium cerebelli*, zu dem auch der häutige Theil des erwähnten Fortsatzes gehört. Die kleine Grube vor dem Tentorium unmittelbar über dem Fortsatze ist für das Mittelhirn Vierhügel, die grössere Grube zwischen 2 und 3 für das Cerebellum. Bei 3 ist eine Falte der Hirnhaut, die zwischen Cerebellum und *Medulla oblongata* sich einsenkt, für welche letztere die Grube hinter dieser Falte bei 4 bestimmt ist. In diese erhebt sich noch eine kleine Kante der Basis, die unmittelbar hinter dem Pons liegt und dem hintersten Theile der Schädelbasis entspricht. Der grössere Raum der Schädelhöhle vor dem grossen Basilarfortsatze wird nochmals durch eine seitliche Hirnhautfalte bei 1 in zwei Räume geschieden, von denen der vordere das grosse Hirn, der hintere den Sehhügel mit den entsprechenden Basaltheilen *Tuber cinereum*, *Hypophysis* etc. enthält. Der vorderste höhere Theil der Schädelbasis ist das Siebbein und der Nasentheil derselben. — Zur bessern Orientirung vergleiche man die spätere Zeichnung des Gehirns eines Embryo aus dem 2. Monate.

Fig. 295. Senkrechter Durchschnitt durch den Kopf eines 4 Monate alten Embryo.

nung ist, wie dies schon früher betont wurde, die, dass der Spheno-occipitaltheil des Kopfes zuerst und erst in zweiter Linie auch der Spheno-ethmoidaltheil desselben sich ausbildet. Vom zweiten Monate an entwickelt sich jedoch der vordere Kopftheil rasch, so dass er schon im 4. und 5. Monate eine nicht unbedeutende Länge besitzt und ebenso wie in der zweiten Hälfte des Embryonallebens rascher wächst als der hintere Theil, wie dies auch Virchow für diese Periode angibt (Schädelgrund S. 23). Sind einmal die Verknöcherungen eingetreten, so gewinnt der Schädel an Länge und Umfang durch Wucherungen der Knorpelreste und Nähte, welche Wucherungen überall selbständig auftreten und am Nasentheile ebenso gut, wie an den Synchondrosen der Schädelbasis und an den Nähten des Schädeldaches sich zeigen. Die genaueren Gesetze dieses Wachsthums zu erörtern ist hier nicht am Platze, und sei nur das bemerkt, dass Störungen desselben, welche an den Knorpeln der Basis von H. Müller in einem merkwürdigen Falle von Cretinismus bei einem Kalbe durch das Mikroskop mit Bestimmtheit nachgewiesen wurden (Würzb. med. Zeitschr. Bd. I. H. 3) zu frühzeitigen Synostosen an der Schädelbasis und am Schädeldache führen, welche, je nachdem sie vereinzelt oder in grösserer Verbreitung auftreten, geringere oder stärkere Deformitäten bedingen, wie dies besonders von Virchow klar auseinandergesetzt worden ist. Schädel und Gehirn haben beide ihr selbständiges und unabhängiges Wachsthum, doch bedingen Störungen in der Entwickelung des einen auch Abweichungen des andern Organes in der Art jedoch, dass fehlerhafte Ausbildung des Gehirns vor Allem und zuerst das Schädeldach und viel weniger die Schädelbasis beeinflusst.

Anmerkung. In erster Linie füge ich noch einige Thatsachen in Betreff des Meckel'schen Knorpels bei.

Meckel'scher Knorpel des Menschen.

Beim Menschen erregt besonders das vordere Ende desselben die Aufmerksamkeit. Schon vor längerer Zeit haben Callender (No. 85) und Dursy (No. 94 S. 121) angegeben, dass das vordere Ende des Meckel'schen Knorpels mit dem Unterkiefer verwachse und theils verknöchere, theils als Knorpel fortwachse und das Längenwachsthum des Kiefers besorge. Es schien

N Nasenbein mit *P* dem Perioste unter demselben; *F* Stirnbein; *p* Scheitelbein; *Sq* Schuppe des Schläfenbeins; *Ms* Oberkiefer; *Mi* Unterkiefer; *V* Pflugschaar; *s* Kern im hintern Keilbeinkörper; *H* Zungenbeinkörper; *Th* Schildknorpel; *Cr* Ringknorpel; *CV* Wirbelkörper mit Kernen; *AV* Wirbelbogen. *a* Obere Hälfte der *Squama ossis occipitis*; *b* untere Hälfte derselben; *c* Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis*; *e Pars basilaris*; darüber die *Pars petrosa* mit dem *Meatus auditor. internus*; *i* grösstentheils knöcherne *Ala magna*.

mir von Wichtigkeit, diese Angaben zu prüfen und theile ich als Ergebniss meiner Untersuchungen Folgendes mit.

Ein menschlicher Embryo von $3^1{}_2$ Monaten zeigt auf Frontalschnitten folgende Verhältnisse des Unterkiefers und Meckel'schen Knorpels. Ganz vorn sind die Unterkiefer dünne senkrecht stehende Plättchen, die nicht mehr als 0,17—0,19 mm von einander abstehen. Bald wird jedoch der Kiefer mehr rinnenförmig und schon am 7. Schnitte von vorn tritt der Meckel'sche Knorpel in colossaler Grösse auf, so wie die Figur 296 dies wiedergibt. Die drei-

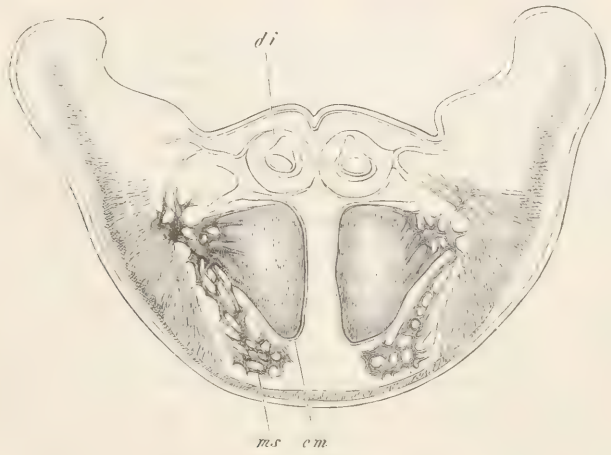


Fig. 296.

eckigen Knorpel messen 1,79—1,85 mm in der Höhe und 1,14—1,28 mm in der grössten Breite und sind oben und lateralwärts mit dem Unterkiefer so innig verbunden, dass man mit Fug und Recht von einer Verschmelzung beider Theile reden kann. Geschieden sind diese mächtigen vordersten Enden der Meckel'schen Knorpel durch eine in der Mitte 0,37 mm dicke Fasermasse und unmittelbar über denselben stehen die Säckchen der innern Schneidezähne, und was ihr Gewebe anlangt, so bestehen dieselben theils aus kleinen, stellenweise aber auch aus 38—64 μ grossen blasigen Elementen und zeigen von Verknöcherung so wenig, dass der dem Knorpel unmittelbar anliegende Unterkiefer mehr wie eine Periostablagerung erscheint.

Verfolgt man den Meckel'schen Knorpel weiter nach hinten, so findet man, dass derselbe in der Gegend der äusseren Schneidezähne schon bedeutend abgenommen hat und nur noch 1,0 mm hoch ist, wenn er auch sonst noch gleichbeschaffen erscheint. Noch etwas weiter lateralwärts befindet sich der Knorpel in der Höhe der Ursprünge des Geniohyoideus und Genioglossus,

Fig. 296. Frontalschnitt durch den vorderen Theil des Unterkiefers eines menschlichen Embryo von $3^1/_2$ Monaten. 11mal vergr. *ms* Unterkiefer; *cm* Meckel'scher Knorpel mit dem Unterkiefer verwachsen und hier ossificirt; *di* Keime der inneren Schneidezähne.

ist nur noch 0,62 mm hoch, fast kreisrund und ganz und gar kleinzellig, obschon immer noch mit dem Kiefer verwachsen und zwar oberhalb der Insertionsstelle des Mylohyoideus, so dass der Knorpel unmittelbar an die *Glandula sublingualis* angrenzt. Im weiteren Verlaufe nach hinten löst sich nun der Knorpel bald vom Kiefer ab, verschmälert sich auf 0,42—0,57 mm und rückt immer tiefer an den Kiefer, so dass dann der Mylohyoideus eine Strecke weit an ihn sich ansetzt und dann über denselben zu liegen kommt, in welcher Lagerung der Knorpel nach hinten zum Hammer zieht.

Bei etwas älteren Embryonen verkalkt und verknöchert das verdickte vorderste Ende des Meckel'schen Knorpels, entwickelt Gefässcanäle und verwächst untrennbar mit dem Unterkiefer. So fand ich diess sehr schön bei einem 4monatlichen Embryo, bei dem der betreffende Theil des Knorpels auf 1,71 mm Höhe 1,14 mm Breite besass und nur noch an der oberen medialen Ecke unverkalkt war. Bei Embryonen des 5. Monates ist dieses Stück des Meckel'schen Knorpels bereits unkenntlich mit dem Unterkiefer verschmolzen und in denselben aufgegangen und zugleich zeigen auch die zunächst folgenden Theile Veränderungen. Etwas einwärts von der Stelle, wo früher das knopfförmig verdickte Ende der *Cart. Meckelii* sich befand, d. h. gegen die Mundhöhle und die Ansätze der Genioglossi zu, erscheint zunächst jederseits ein rundlicher oder länglich runder Knorpelstrang, der anfänglich noch mit dem Kiefer verschmolzen ist und hier auch Verkalkungen und Verknöcherungen mit grossen blasenförmigen Elementen zeigt, bald jedoch von dem Knochen sich löst und frei in die oberen Theile der schmalen Symphyse der Unterkieferhälften sich lagert, wobei die Knorpelstränge der beiden Seiten selbst untereinander verschmelzen können, wie ich diess in Einem Falle wahrnahm. Geht man mit Frontalschnitten durch den Kiefer mundwärts, so verschwinden bald in der Höhe der vordersten Fasern des Mylohyoideus alle Reste des Meckel'schen Knorpels ganz und gar, um jedoch nach einigen Schnitten, in 2,56 mm Entfernung von der *Symphysis maxillae inferioris*, über dem Ursprunge des Mylohyoideus und seitlich von der *Glandula sublingualis* wieder zu erscheinen, wobei die Knorpel anfänglich schmal (von 0,19—0,22 mm bei einem Embryo von 5 Monaten) und halb im Unterkiefer eingeschlossen erscheinen, ohne jedoch mit demselben verwachsen zu sein. Nach und nach treten die Knorpel immer mehr aus dem Kiefer heraus und nehmen bei derselben Lagerung, die oben von einem $3^1/_2$ monatlichen Embryo erwähnt wurde, schliesslich einen Durchmesser von 0,42—0,62 mm an, in welcher Stärke sie dann zum Hammer verlaufen.

Menschliche Embryonen von 6 Monaten lassen im vordersten Theile der Unterkieferhälften keine Spur des Abschnittes des Meckel'schen Knorpels jüngerer Embryonen erkennen, der verknöchernd mit dem Unterkiefer verschmilzt. Wohl aber enthält die *Symphysis maxillae inferioris* in ihrem tieferen, mehr gegen die Mundhöhle zu und hinter den Säckchen der vorderen Schneidezähne gelegenen Theile Reste des Meckel'schen Knorpels in Gestalt cylindrischer oder am Ende kolbig angeschwollener Knorpelstränge von 0,22—0,72 mm Durchmesser. Diese Stränge ziehen in der genannten Symphyse abwärts und schliessen sich endlich an den Unterkiefer an, worauf sie dann, noch bevor sie die Höhe des Genioglossusursprunges erreicht haben, schwinden. In der Höhe dieses Muskelursprunges, jedoch 3,2 mm von der Mitte der

Symphyse entfernt, tritt dann der Meckel'sche Knorpel mit einem Durchmesser von 0,34 mm wieder auf und läuft von hier an als cylindrischer Strang in gewöhnlicher Weise an der medialen Seite des Unterkiefers nach hinten, mit einer zwischen 0,28—0,54 mm wechselnden Dicke, um in der Gegend der *Lingula mandibulae* nach innen vom *Nervus alveolaris inferior*, den Unterkiefer verlassend, direct zum Hammer aufwärts zu verlaufen. Die Beschaffenheit des Knorpels ist bei diesen Embryonen eine etwas andere als früher, indem derselbe überall eine deutliche Zwischensubstanz und gehäuft stehende kleinere Zellen von 15—30 μ enthält.

Im 7. Monate fand ich in Einem Falle den Rest des Meckel'schen Knorpels in der Symphyse einfach, von oben nach unten 2,1 mm lang und ohne Verbindung mit dem Kiefer. Darauf folgte eine Strecke, in der nichts von diesem Knorpel zu erkennen war, doch trat derselbe in einiger Entfernung von der Symphyse wieder auf mit einem Durchmesser von 0,28 mm in eine schmale Furche des Knochens unterhalb der *Linea mylohyoidea* eingelagert, dem Baue nach grosszellig mit Fetttropfen in den Zellen. Nach einem längeren Verlaufe verlor sich auch dieser Rest wieder und zeigte sich weiter hinten gegen das *Foramen alveolare* zu weder am Knochen noch im *Lig. mediale max. inf.*, welches an die Stelle des Meckel'schen Knorpels tritt, eine Spur mehr vom Knorpelgewebe.

Auch bei Neugeborenen findet sich noch ein Rest des Meckel'schen Knorpels in der Symphyse der Unterkieferhälften an derselben Stelle wie bei älteren Embryonen. Eine Symphyse wurde mit den angrenzenden Kieferhälften vom Zahnfleischrande an beginnend in horizontale Schnitte zerlegt. Erst im 27. Schnitte zeigte sich die erste Spur eines Restes des Meckel'schen Knorpels und im 28. Schnitte war derselbe als cylindrischer Knorpel von 0,34 mm Durchmesser im hintersten, der Mundhöhle zunächstliegenden Theile der Symphyse wahrzunehmen, woselbst der Knorpel ziemlich genau die Mitte der hier 1,44 mm breiten Symphyse einnahm. Von da an stieg der Knorpel durch 10 Schnitte hindurch abwärts bald zu 0,65 mm im *Diameter antero-posterior* und 0,85 mm in der Breite sich vergrössernd, mit Andeutung einer Zusammensetzung aus zwei Hälften, um endlich in der Höhe des Genioglossusursprunges mit zwei Spitzen von 0,28 mm sich zu verlieren. Weiter hinten am Kiefer und im *Lig. maxillae internum* fehlt jede Spur eines Meckel'schen Knorpels.

Am vorderen Unterkieferende selbst fand ich bei diesen Untersuchungen weder bei Embryonen noch bei Neugeborenen eine Spur von Knorpel und habe ich daher zu bemerken, dass der von mir früher hier beschriebene Knorpel nichts als der Rest des Meckel'schen Knorpels war, den ich damals nicht kannte.

Aus allem dem Bemerkten geht somit hervor, dass beim Menschen zwar ein Theil des Meckel'schen Knorpels ossificirt und mit dem Unterkiefer verschmilzt, dass jedoch dieser Theil nur sehr unbedeutend ist und der Meckel'sche Knorpel beim Wachsthume des Unterkiefers keine Rolle spielt, wie Callender und Dursy diess annehmen.

Meckel'scher Knorpel des Schafes.

Von Thieren habe ich neben dem Schweine das Schaf und Kaninchen untersucht. Beim Schafe vergeht wie beim Schweine der hintere Theil des Knorpels und verknöchert ein vorderer Abschnitt, es ist jedoch zu bemerken,

dass der letztere ganz und gar in das Innere des Unterkiefers aufgenommen wird und schliesslich im knöchernen Zustande so mit demselben verschmilzt, dass die beiderseitigen Grenzen nicht mehr wahrzunehmen sind. Bei einem Embryo von 11 cm Länge fand ich diese Verknöcherung in vollem Gange und mass das verknöcherte Stück im Mittel 0,71—0,85 mm in der Höhe, 0,42—0,51 in der Breite. Dieses verknöcherte Stück fand sich in der Höhe des auch hier von Knorpel umgebenen *Antrum Highmori*, und zwar in 19 Schnitten, vom 50. von vorn bis zum 68. Vor der verknöcherten Stelle war der Meckel'sche Knorpel an der medialen Seite des Kiefers gelegen und legten sich schon beim 34. Schnitte beide Knorpel aneinander, um beim 22. Schnitte miteinander zu verschmelzen. Dieses einfache vordere Ende trat schliesslich immer mehr gegen die Mundschleimhaut und war zuletzt nur noch 0,28 — 0,57 mm von der Oberfläche derselben entfernt. Zugleich kam dasselbe über die vordersten Zahnkeime zu liegen und befand sich sein Ende in einer Gegend, bis zu welcher der Unterkiefer nicht mehr hinreichte. Dieses vorderste Stück mass im 11. Schnitte von vorn 0,28 mm, im 12. 1,07 und im 14. 1,42 mm in der Höhe und 0,58 in der Breite, während der Meckel'sche Knorpel zwischen der Verschmelzungs- und Ossificationsstelle 0,85 — 1,30 mm Höhe besass. — Hinter der Verknöcherung trat der Knorpel ebenfalls wieder aus dem Unterkiefer heraus an seine mediale Seite, mass erst 0,30 mm und ging sogar auf 0,17 mm herab, um dann nach und nach wieder auf 0,68 mm zu steigen. Am Kiefergelenke betrug der Knorpel noch 0,42 mm, begann zu verkalken und trat so mit dem ebenfalls leicht verkalkten Hammer in Verbindung.

Fig. 297.

Bei einem Schafembryo von 35 cm (Kopflänge 10 cm) fand ich als Rest des Meckel'schen Knorpels nur noch ganz vorn im oberen Theile der Symphyse beider Unterkieferhälften einen unpaaren Knorpel, der, wo er am entwickeltesten war, 2,0 mm Höhe und 0,57 mm Breite besass. Unabhängig von diesem wenig ausgedehnten Knorpel entwickelt sich an den vordersten Enden der Kieferhälften gegen den Alveolarrand zu ein Knorpelbeleg, vermittelst dessen dieselben in die Länge wachsen, Verhältnisse, die von denen des Menschen wesentlich abweichen. Weiter hinten im Kiefer war vom Meckel'schen Knorpel nichts wahrzunehmen und muss derselbe somit theils im Kno-

Fig. 297. Unterkieferhälfte eines Schafembryo von 11 cm aus der Gegend des ossificirten Meckel'schen Knorpels. Vergr. 10mal. *ch* Unterkiefer; *mi* verknöcherter Meckel'scher Knorpel; *e* Zahnwall mit einem Zahnkeim *ed* in der Tiefe.

chengewebe des Kiefers als besonderes unterscheidbares Gebilde untergegangen, theils, wo er nicht vom Kiefer umschlossen wurde, resorbirt worden sein.

Meckel'scher Knorpel des Kaninchens.

Kaninchen zeigen am 20. Tage des embryonalen Lebens bei einer Länge von 3,8 cm den Meckel'schen Knorpel noch unverändert mit einer einfachen Spitze von 0,4 mm Länge, einer Anschwellung hinter der Vereinigungsstelle von 0,28 mm und einer sonst zwischen 0,19—0,25 mm wechselnden Breite. Schon in diesem Stadium oder etwas später tritt jedoch in den vorderen Theilen des Knorpels eine Verkalkung ein, deren weitere Umbildungen von mir nicht verfolgt wurden. Dagegen kann ich von neugebornen Kaninchen Folgendes mittheilen. Der Meckel'sche Knorpel findet sich hier noch an 3 Stellen und zwar 1) am hintern Ende des Kiefers 2 mm vor dem *Angulus maxillae* in einer Erstreckung von 2 mm. 2) 6,50 mm vor dieser Stelle beiläufig in der Mitte der in toto 23,8 mm langen Kieferhälfte in einer Ausdehnung von 2 mm, endlich 3) etwa 6,50 mm vor dieser Stelle am vordern Ende des Kiefers in einer Erstreckung von 4 mm, worauf dann noch ein kleines Stück von 0,8 mm folgt, das keinen Knorpel mehr zeigt. An der ersten Stelle, die hinter dem *Foramen alveolare* liegt, befindet sich der kleine Knorpelrest von 0,14—0,28 mm Dicke an der medialen Seite des Kiefers in einer Höhe, die einer vom *Foramen alveolare* zum hinteren Rande des aufsteigenden Astes gezogenen Horizontalen entspricht, hängt hinten, was nicht untersucht wurde, wahrscheinlich mit dem Hammer zusammen und geht vorn in ein Band über, das zum Rande des *Foramen alveolare* zieht. An der zweiten Stelle in der Mitte des Kiefers ist der 0,14—0,22 mm breite Rest des Knorpels in eine Rinne der medialen Wand des Knochens etwas unterhalb seiner Mitte eingelagert. Vor dieser Stelle fehlt, wie bemerkt, der Knorpel in einer längeren Strecke, um dann im vordersten Theile des Kiefers in verschiedenen Graden der Entwicklung wieder aufzutreten. Von hinten nach vorn untersucht erscheint der Meckel'sche Knorpel an dieser Stelle zuerst ossificirt und in die mediale Wand des Knochens so aufgenommen, dass da, wo der Knorpel seine Lage hat, der Unterkiefer gänzlich fehlt und der ossificirte Knorpel unmittelbar an die Säckchen der Schneidezähne angrenzt. Dieser Knorpel mass 0,48—0,59 mm in der Höhe und 0,28 mm in der Breite und befand sich in 0,79 mm Entfernung vom oberen und 1,26 mm Abstand vom unteren Kieferrande. Weiter rückwärts ging die aus dem Meckel'schen Knorpel entstandene Knochenmasse sofort unkenntlich in derjenigen des Kiefers unter und verschmälerte sich auch durch Resorption, so dass sich nicht bestimmen liess, wie viel von den zunächst hinteren Theilen des Meckel'schen Knorpels an der Bildung des Unterkiefers Antheil nimmt. Vor der verknöcherten Stelle erscheint der Meckel'sche Knorpel in einigen (etwa 4) Schnitten als paariges knorpeliges Gebilde, um dann im 10.—16. Schnitte von vorn als ein einfacher Knorpel aufzutreten, der, mit beiden Kiefern verbunden, wie eine unvollkommene Synchondrose derselben darstellt. Diese Knorpelbrücke von 0,58 mm Höhe und 0,48—0,54 mm Breite ist bis zu 0,28 mm vom oberen und etwa 1,0 mm vom unteren Kieferrande entfernt und fehlt in den vordersten Schnitten, die noch Theile der Unterkiefer enthalten (Schnitt 5—8) oder ist wenigstens durch eine Zellenmasse ersetzt, die nicht mit Sicherheit als Knorpelgewebe bestimmt werden kann.

Es lehren somit alle diese Beobachtungen beim Menschen und bei Thieren, dass während die Hauptmasse des Meckel'schen Knorpels in der spä-

teren embryonalen Zeit schwindet, ohne Ausnahme ein vorderer Abschnitt desselben verknöchert und mit dem Unterkiefer verschmilzt, während ein anderer Theil als Knorpel in der Symphyse der Unterkieferhälften (und z. Th. auch am hinteren Ende des Kiefers) bis zur Geburt sich erhält und möglicherweise später ossificirend bei der Verwachsung der Kieferhälften sich betheiligt.

In Betreff der Gehörknöchelchen ist noch Manches nicht klar.

Hammer. Beim Hammer ist die Verknöcherung noch näher zu erforschen und vor Allem zu ermitteln, wie der *Proc. Folianus*, der unabhängig vom Knorpel sich bildet, mit dem Hammer selbst sich vereint. Nach meinen Erfahrungen beim Menschen und beim Schafe, mit denen diejenigen des Herrn Baumüller beim Schweine übereinstimmen, ist der *Proc. Folianus* nicht knorpelig präformirt, wie Robin und Magitot seiner Zeit angegeben hatten (l. i. c.) und bildet sich auch nicht direct aus dem Meckel'schen Knorpel, der ja mit dem Kopfe des Hammers verbunden ist, sondern entsteht unterhalb der *Cartilago Meckelii* fast wie ein Deckknochen. Am genauesten habe ich diese Verhältnisse bei dem oben schon erwähnten Schafembryo von 11 cm Länge untersucht. Dicht hinter dem Unterkieferköpfchen und im Bereiche des knöchernen *Annulus tympanicus* zeigt sich von vorn nach hinten fortschreitend die erste Spur des *Processus Folianus* in einer kleinen Bindegewebsverknöcherung, die, obschon 0,14 mm von dem bereits periostal leicht verknöcherten Meckel'schen Knorpel entfernt, doch mit demselben wie innerhalb Einer bindegewebigen Scheide gelegen ist. Dieses ganz freie Stück des *Processus longus* ist jedoch nur kurz, indem schon zwei bis drei Schnitte weiter dasselbe durch einzelne Knochenbrücken mit dem Knochenringe des Meckel'schen Knorpels sich vereint. Trotzdem macht auch jetzt der immer noch 0,085 — 0,17 mm vom Meckel'schen Knorpel entfernte lange Hammerfortsatz eher den Eindruck eines Deckknochens des Knorpels und geht eigentlich erst am Hammerkopfe selbst eine innigere Verbindung mit den knorpelig präformirten Theilen ein. Diesem zufolge kann der *Processus Folianus* in eine gewisse Parallele mit der *Maxilla inferior* gebracht werden und lässt sich, wenn der Hammer dem Articulare der niederen Wirbelthiere gleichwerthig ist, dem *Angulare* gleichstellen, während die *Maxilla inferior* das *Dentale* darstellt.

Ambos. Vom Ambose ist ganz sicher, dass derselbe niemals mit dem Hammer Eins ist. Doch liegen beide Gebilde vom Anfange an so dicht aneinander, nur durch eine dünne Bindesubstanzlage getrennt, dass kein Grund vorhanden ist, den Ambos nicht auch zum ersten Kiemenbogen zu zählen. Ich schliesse mich somit denen an, die das *Os quadratum* der niederen Wirbelthiere dem Ambose und das *Articulare maxillae inferioris* dem Hammer für gleichwerthig erachten.

Steigbügel. Am meisten Schwierigkeiten macht der Steigbügel und muss ich bekennen, dass mir die Günther'sche Ansicht, der zufolge der Stapes als zum ersten Kiemenbogen gehörig aufgefasst wird (Beob. üb. d. Entw. d. Gehörorgans. Leipz. 1842. S. 41—43), oft als die einfachste Lösung erschien, denn es wollte mir bisher nicht gelingen, den Steigbügel noch nicht mit dem Ambose durch Bandmasse verbunden zu beobachten. Auf der anderen Seite mahnen aber die oben angeführten Beobachtungen an Amphibien und Reptilien, die für Beziehungen zum Zungenbeine sprechen, zur Vorsicht, ebenso wie die Angaben über eine Entwicklung der die *Fenestra ovalis* schliessenden Gebilde aus dem Labyrinthknorpel selbst. Bei dieser Sachlage sind vielleicht einige anscheinend unwichtige Thatsachen doch nicht ohne Belang. Bei

Schweineembryonen von 3,2 cm geht der von mir sogenannte Reichert'sche Knorpel (*Styloideum*) in der geringen Entfernung von 0,074 mm hinter der Steigbügel-Ambosverbindung vorbei und ähnliches finde ich auch bei einem Schafembryo von 3,5 cm. Hier hat ausserdem der Reichert'sche Knorpel, der im Mittel 0,22—0,28 mm dick ist, in 0,57 mm Entfernung von seinem Ausgangspuncte an der *Regio mastoidea* des Labyrinthknorpels einen medianwärts ragenden stumpfconischen Fortsatz von 0,085 mm Länge, der dem Labyrinthknorpel in der Gegend des Vorhofs unmittelbar anliegt. Diese warzenförmige Hervorragung liegt nun freilich hinter dem Steigbügel, nichtsdestoweniger ist der Gedanke einer Prüfung werth, ob dieses Gehörknöchelchen nicht vielleicht ursprünglich mit demselben in Verbindung gestanden habe. Der Reichert'sche Knorpel mass bei dem genannten Embryo dicht unter seiner Verbindung mit dem Labyrinthknorpel 0,24 mm, an der mit dem Fortsatze versehenen Stelle bis 0,34 mm. Hierauf folgte ein nach der lateralen Seite convexer Abschnitt mit einer Verdünnung bis auf 0,19 mm, dann ein medianwärts convexer Theil mit einer grössten Dicke von 0,31 mm, der über der *Regio laryngea* medianwärts gebogen endete. Von den vorderen im Texte erwähnten zwei kleineren Knorpelstücken war das kleinere 0,23, das grössere 0,31 mm breit. Im Ganzen ist somit der Verlauf des Reichert'schen Knorpels ein wellenförmiger und demjenigen des Meckel'schen Knorpels nicht unähnlich.

§ 34.

Entwicklung des Skelettes der Glieder.

Entwicklung der äusseren Gestalt der Gliedmassen.

Wir beginnen diesen § mit einer kurzen Schilderung der Entwicklung der äusseren Form der Glieder, weil dieselbe für das Verständniss der Homologien der vorderen und hinteren Extremität von grösster Bedeutung ist.

Zur Zeit, wo die Extremitäten in den ersten Spuren sichtbar sind, stellen dieselben wesentlich gleich beschaffene kurze Stummelchen dar, welche da, wo die Visceralplatten enden, seitlich vom Rumpfe abstehen und, wie die späteren Zustände lehren, ihre Streckseite dorsalwärts wenden und die spätere Radial (Tibial-) seite kopfwärts gerichtet oder am proximalen Rande zeigen. Mit zunehmendem Wachsthume legen sich die Glieder immer mehr ventralwärts dem Leibe an (Fig. 176, 177, 231, 233) und stellen sich auch nach und nach etwas schief nach hinten, so jedoch, dass die vordere Extremität stärker geneigt ist als die hintere Gliedmasse. Gleichzeitig hiermit tritt auch die erste Gliederung auf, indem Hand und Fuss von der übrigen Gliedmasse sich abschnüren. Nicht viel später erscheint dann auch an dem noch sehr kurzen Anfangstheile der eigentlichen Gliedmasse die erste Andeutung einer Scheidung in zwei Abschnitte dadurch, dass am Arme der Ellbogen als eine nach hinten gerichtete Convexität und am Beine das Knie als eine leichte Wöl-

bung nach vorn auftritt, wie solches alle besseren Abbildungen junger Embryonen wiedergeben (Man vergl. bes. A. Ecker, Icones phys. Taf. XXVI Figg. 9. 12.). Mit diesem bereits im 2. Monate auftretenden Unterschiede, der immer ausgesprochener wird, ist die wichtigste Verschiedenheit beider Glieder angelegt und kann man denselben mit Humphry (On the fore and hind limbs in vertebrates in Journal of Anat. X 1876 pag. 659 auch so ausdrücken, dass man sagt, die vordere Extremität rotire aus ihrer primitiven lateralen Stellung allmälig um ihre Längsaxe nach der distalen Seite, während bei der hinteren Gliedmasse das umgekehrte statt habe, was dann die weitere Folge nach sich ziehe, dass am Arme die Streckseite an die distale, am Beine an die proximale Seite zu liegen komme. Die eigentlichen Ursachen, welche die verschiedenen Drehungen der beiden Glieder bedingen, sind annoch ganz unklar, nur scheint mir soviel sicher zu sein, dass Wachsthumserscheinungen sowohl in den Extremitäten selbst als in deren Nachbarschaft bei denselben eine Hauptrolle spielen und Muskelwirkungen ganz ausgeschlossen sind, letzteres vor Allem aus dem Grunde, weil der Anfang der besprochenen Gestaltungen in eine Zeit fällt, in der die Muskeln noch in der ersten Anlage begriffen sind. Als gestaltende Momente in der Nach-

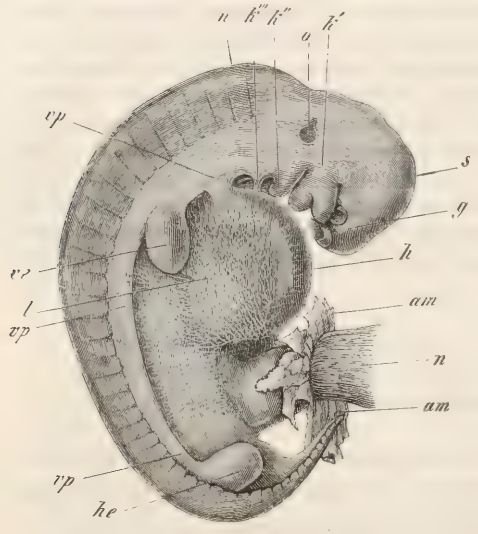


Fig. 298.

Fig. 298. Embryo eines Rindes, 5mal vergr. *g* Geruchsgrübchen; *k'* erster Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatze; vor dem ersteren das Auge; *k'' k'''* zweiter und dritter Kiemenbogen. Zwischen den drei Kiemenbogen zwei Kiemenspalten sichtbar, während der Mund zwischen den zwei Fortsätzen des ersten Bogens liegt. *s* Scheitelhöcker; *u* Nackenhöcker; *o* durchschimmerndes Gehörbläschen mit einem oberen Anhange (*Recessus vestibuli*); *vp* Visceralplatten oder Bauchplatten; *vc* vordere Extremität; *l* Lebergegend; *am* Reste des Amnion; *h* Nabelstrang. Die Bauchwand dieses Embryo besteht noch grösstentheils aus der ursprünglichen Bauchhaut (*Membrana reuniens inferior*), in welcher zierliche Gefässramificationen sich finden.

barschaft der Extremitäten hätte man wohl vor Allem anzusehen die Vorgänge bei der Bildung des Extremitätengürtels, des Thorax und der Bauchwand. Dass letztere gar nicht so unwichtig sind, scheint vor Allem die Stellung der Hände zu lehren, die sehr früh schon in Pronationsstellung treten dadurch, dass die stark heranwachsende Ellbogengegend den distalen (ulnaren) Rand derselben hebt.

Sei dem wie ihm wolle, so geht aus dem Gesagten auf jeden Fall so viel mit Sicherheit hervor, dass ursprünglich Arm und Bein genau dieselbe Stellung haben und dass die Momente, welche die spätere verschiedene Lagerung und Krümmung derselben bewirken, schon in der frühesten Fötalzeit an beiden Gliedmassen wirksam sind. Man wird daher der Drehung des Armes nach der distalen Seite, die des Beines nach der proximalen Seite entgegenzustellen haben, und ausserdem auch die früh eintretende Pronation der Hand ins Auge fassen müssen, um ein Verständniss der bleibenden Verhältnisse zu gewinnen. Anders ausgedrückt müssen die Homologien der beiden Extremitäten nach ihrer frühesten fötalen Stellung bestimmt werden und sind daher alle Extensorengruppen einander gleichwerthig, und ebenso alle Flexorenabtheilungen, sowie Radius und Tibia und Ulna und Fibula. Ueber diese Frage vergleiche man übrigens noch Gegenbaur (Ueber die Drehung des Humerus in Jenaische Zeitschrift IV, S. 50 und P. Albrecht Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus und z. morph. Stellung der Patella. Kiel, 1875).

Herkunft des Blastems der Extremitäten.

Die Abstammung des Bildungsmateriales für die Gliedmassen anlangend, so ist es nach den bisher ermittelten Thatsachen in hohem Grade wahrscheinlich, dass dasselbe von den Seitenplatten, oder genauer bezeichnet von den an die Mittelplatten angrenzenden Theilen der Hautplatten, welche Remak Rippenhautplatten genannt hat (S. 44), seinen Ursprung nimmt. Dieses Blastem erzeugt mit Wucherungen, die an bestimmten Stellen in der Rücken- und Bauchwand nach aussen von den Urwirbeln und ihren Producten auftreten, den Extremitätengürtel und seine Muskeln, und durch eine nach aussen tretende Proliferation die eigentliche Extremität. Die Gefässe dieser Theile entstehen wie an allen anderen Orten durch Hereinwachsen der schon vorhandenen Canäle unter Mitbetheiligung gewisser Elemente der Extremitätenanlage selbst, und noch entschiedener lässt sich an den Nerven nachweisen, dass sie von den Stämmen der Spinalnerven aus in die Gliedmasse sich hineinbilden s. unten). Von einer Betheiligung der Urwirbel an der Entwicklung des Skelettes der Extremitäten ist bis anhin nichts bekannt, was dagegen die Muskeln anlangt, so deuten gewisse Thatsachen auf eine Antheilnahme der Muskelplatten der Urwirbel an der Entstehung

derselben. Nach Remak zeigen die Extremitätenanlagen des Hühnchens am vierten Tage einen durchsichtigen Axentheil, der continuirlich in die Entwicklungsproducte der benachbarten Urwirbel, und zwar auch in die Muskelplatten (Rückentafeln Rem.) übergeht (s. Remak Fig. 67, 68 und meine Fig. 136), doch lässt es Remak unentschieden, ob dieser Axentheil aus den Urwirbeln in die Extremitätenanlage hineingewachsen oder ein Sonderungselement derselben sei, so sehr auch die Analogie mit der Bildung der Bauchwand für die erste Annahme spreche. Auch von mir wurde bereits in der ersten Auflage dieses Werkes eine Abbildung gegeben (reproducirt als Fig. 137), welche zeigt, wie die Muskelplatte etwas in die Extremität sich hinein erstreckt, doch gelangte ich damals nicht dazu, mit Bestimmtheit für die eine der beiden Möglichkeiten mich auszusprechen, obschon es mir als wahrscheinlicher vorkam, dass die Muskeln der Extremitäten selbständig in denselben entstehen (erste Aufl. S. 69 u. 350).

Von Neueren spricht sich His über die Entstehung der Extremitätenmuskeln nicht mit Bestimmtheit aus, doch vermuthet er, dass dieselben in der parietalen Leibeswand entstehen und somit wie die parietalen (visceralen) Muskeln sich verhalten, die nach ihm nicht aus den Muskelplatten der Urwirbel entstehen, sondern selbständige Bildungen sind (No. 12 S. 172). Zugleich weist er auf das Verhalten der Spinalnerven hin und nimmt an, dass die Muskeln, die von den dorsalen Aesten derselben innervirt werden, Abkömmlinge der Muskelplatten seien, die andern und somit auch die Extremitätenmuskeln Producte der parietalen Leibeswand.

Ganz anders äussern sich Kleinenberg und Balfour. Ersterer glaubt für die Eidechse bewiesen zu haben, dass ihre Gliedermuskeln von den Muskelplatten abstammen, und Balfour schliesst sich jetzt, entgegen der früher (No. 45 S. 159) in Gemeinschaft mit Foster geäusserten Ansicht, für die Plagiostomen dieser Aufstellung an, indem er angibt, dass die Extremitätenmuskeln in Form von zwei Streifen, einem dorsalen und einem ventralen, in die Anlagen der Glieder hineinwachsen. Später sollen diese von mehreren Muskelplatten stammenden Anlagen von ihren Platten sich lösen und dann nicht länger als besondere Bildungen zu erkennen sein. Doch unterliege es keinem Zweifel, meint Balfour, dass dieselben das Muskelgewebe der Glieder liefern (Journ. of Anat. Vol. XI 1877 pag. 415).

Was mich betrifft, so hat mir eine wiederholte Prüfung dieser Frage ergeben, dass zwar, wie Remak und ich dies zuerst gefunden, die Muskelplatte in die Extremitätenanlage hineinragt, wie ich dies nun auch beim Kaninchen gesehen (S. 283), oder wie Remak sich ausdrückt, mit

der Axe derselben verbunden ist, dass aber die Anlage selbst anfänglich keine Spur histologischer Differenzirung zeigt, sondern ganz und gar aus gleichartigen embryonalen Zellen besteht. Es betheiligt sich somit die Muskelplatte in keinem Falle in derselben Weise an der Bildung der Extremitätenmuskeln wie an derjenigen der visceralen Muskulatur, welche stets im Zusammenhange mit der Muskelplatte steht, von Anfang an als ein histologisch differenzirtes Gebilde zu erkennen ist und als ein wucherndes und sich abschnürendes directes Product der Muskelplatte erscheint. Dagegen wäre es denkbar, dass der Rand der Muskelplatte, da wo er an die Extremitätenanlage angrenzt, in eine indifferente, aber dem Urwirbel angehörige Zellenmasse überginge und dass diese in die Extremität hineinwuchert und schliesslich deren Muskeln erzeugt. Von einem solchen Vorgange ist jedoch bis anhin nichts zu sehen gewesen, und erscheint die Annahme einer selbständigen Entstehung der Gliedermuskeln (die Gürtelmuskeln inbegriffen) vorläufig wohl ebenso gerechtfertigt, wie die andere Annahme, um so mehr, als ja nicht daran zu denken ist, alle Muskeln des Körpers auf die Urwirbelmuskelplatten zurückzuführen, wovon unten beim Muskelsysteme mehr.

Alle Theile der Extremitäten bestehen ursprünglich, abgesehen von den hereinsprossenden Nerven und Gefässen aus ganz gleichartigen Zellen mit Ausnahme derer des sie bedeckenden Ectoderma. In diesem gleichartigen Blasteme entstehen im zweiten Fötalmonate, so wie die Extremitätenanlagen nur etwas grösser geworden sind, bei Kaninchen am 14. und 15 Tage, durch histologische Differenzirung die einzelnen Gewebe und Organe, vor Allem die Skelettheile, die Muskeln und die bindegewebigen Organe, wie die Sehnen und Fascien, von denen hier nur die ersteren etwas näher zu besprechen sind.

Entstehung des Extremitätenskeletts.

Nach meinen Erfahrungen beim Menschen und vor Allem beim Kaninchen, bei dem ich die Extremitätenanlagen von den ersten Stadien an geprüft habe, entsteht das ganze Extremitätenskelett als eine von Anfang an zusammenhängende Blastemmasse, in der vom Rumpfe gegen die Peripherie zu, Knorpel um Knorpel, Gelenkanlage nach Gelenkanlage deutlich wird und sich differenzirt, so dass jeder Knorpel vom ersten Anfange an selbständig und ohne Zusammenhang mit den Nachbarknorpeln sich anlegt, zugleich aber auch von seinem ersten Entstehen an mit seinen Nachbarn durch die gleichzeitig mit ihm deutlich werdenden Gelenkanlagen vereinigt ist. Am leichtesten lassen sich diese Vorgänge an den Fingern und Zehen verfolgen. An der mit dem Carpus 2,13 mm langen, 2,78 mm breiten Hand eines menschlichen Embryo des 2. Monates, an der die ersten Spuren der Finger nur durch ganz schwache Kerben angedeutet waren, fanden sich im Innern der Hand die Meta-

carpi deutlich knorpelig und der längste 0.57 mm lang, doch waren dieselben an keinem Ende scharf begrenzt, sondern hingen durch ein dunkleres Zwischengewebe mit den Knorpeln der Handwurzel und anderseits mit den um diese Zeit allein vorhandenen ersten Phalangen zusammen, welches Gewebe auch mit einer perichondriumartigen Hülle dieser Knorpel sich verband. Am distalen Ende der noch sehr kurzen Phalangen (Länge der Phalanx I dig. III = 0.27 mm) bildete dieses Umhüllungsgewebe wie einen kleinen Ansatz und diese Endzone des Skelettes der einzelnen Finger war nicht mehr als höchstens 0.17 mm vom Rande der Hand entfernt und rings von einem indifferenten gleichartigen Blasteme umgeben, das keine besonderen Beziehungen zu den einzelnen Fingern zeigte.

An den Füssen von Kaninchenembryonen von 17 Tagen fanden sich dieselben Verhältnisse, nur war hier selbst die Phalanx I sehr schwach angedeutet, d. h. ihr Knorpel zum Theil in der ersten Differenzirung. Bei einem Embryo von 18 Tagen besassen am Vorderfusse die 3. und 4. Zehe zwei knorpelige Phalangen, die 2. und 5. dagegen nur eine Phalanx I und fand sich an allen Zehen als Endzone ein verschieden langer noch nicht differenzirter Blastemstreifen, der bald nur die Gegend des Gelenkes, bald einen grösseren oder geringeren Theil der noch nicht knorpeligen Phalanx darstellte. Aus diesen Wahrnehmungen, die im Wesentlichen mit den von Henke und Reyher gegebenen Abbildungen stimmen (l. i. c. Taf. I Fig. 1, 2, 4, 5), geht hervor, dass das Bildungsgesetz des Extremitätenskelettes das ist, dass im Centrum der Extremitätenanlage eine Blastemmasse von der übrigen sich sondert und Hand in Hand mit ihrer Sonderung auch zugleich in Knorpel und verbindende und umhüllende Weichtheile sich zerlegt. Je mehr die Extremität wächst, um so mehr verlängert sich auch in ihrem Innern die Anlage der Skelettgebilde, indem dieselbe zugleich die den einzelnen Abschnitten entsprechende typische Gestaltung annimmt, und gleichzeitig rückt, gewissermassen immer einen Schritt später, auch die histologische Differenzirung nach. Wie man sich das Wachsthum der Anlage der Skelettgebilde im Einzelnen zu denken habe, ist eine schwer genau zu beantwortende Frage. Entweder setzen sich an die wachsende Endzone, z. B. einer sich entwickelnden Phalangenreihe, aus dem umliegenden Blasteme immer neue Zellen an und ordnen sich histologisch den schon vorhandenen Elementen unter, oder es wächst die erste einmal gebildete Skelettanlage durch eigene Thätigkeit ihrer Elemente weiter etwa wie eine Drüsenanlage. Mag die eine oder die andere Vorstellung die richtige sein, so erinnert auf jeden Fall das allmälige Deutlichwerden eines Skeletttheiles nach dem andern an das, was bei der ersten Entstehung

der Urwirbel so bestimmt in die Erscheinung tritt, und was auch bei der allmäligen Entstehung der Gliederung wirbelloser Thiere Arthropoden, Annelliden, Cestoden etc.) zu beobachten ist, in welchen Fällen allen die Vorstellung einer wuchernden, successive sich gliedernden Blastemzone die den Verhältnissen entsprechende zu sein scheint.

Entwicklung der Gelenke.

Hier ist der Ort auch noch der Gelenkbildung zu gedenken. Kein Gelenk entsteht von Hause aus als das, was es später ist und sind alle Theile des Skelettes ursprünglich durch *Syndesmosis* verbunden, wenn man einen Zustand so nennen darf, in welchem weiche noch indifferente Zellenmassen die Bindeglieder darstellen. Diese Zellenmassen sind, wie schon angegeben, gleich bei der ersten Anlage des Extremitätenskelettes gegeben und anfänglich von den Elementen nicht zu unterscheiden, die die Knorpel liefern. So wie dann aber diese Hartgebilde deutlich zu werden beginnen, fangen auch die Zwischenglieder an einen bestimmten Charakter anzunehmen in ähnlicher Weise, wie bei der Differenzirung der knorpeligen Wirbel und der *Lig. intervertebralia*. Anfänglich zeigt jede Gelenkanlage in ihrer ganzen Breite so ziemlich dieselbe Dicke und zugleich überragen dieselben die Knorpelenden an gewissen Stellen, wie z. B. an den Finger- und Zehengelenken, so dass sie wie grosse »Zwischenscheiben« (Henke und Reyher) erscheinen. Nach und nach verändern sich jedoch die Gelenkanlagen so, dass sie an ihren Randtheilen sich verdicken und in der Mitte je zwischen den beiden Knorpeln dünner werden, was am Ende so weit geht, dass die Gelenkgegenden wie dicke Ringwülste um die Knorpelenden erscheinen, welche letzteren mittlerweile einander ganz nahe gerückt sind. Gleichzeitig hiermit wandeln sich die Gelenkstellen in ihren äusseren Theilen je länger um so deutlicher in Fasergewebe um, worauf dann in einem gewissen Stadium auch die Gelenkhöhle in Form einer engen Spalte erscheint. Diese für die Gelenkbildung wichtigste Erscheinung ist, wie mir scheint, ein ziemlich verwickelter Vorgang. Untersucht man die Handgelenke menschlicher Embryonen des 4. Monates, so findet man, dass überall die Knorpelenden ohne bindegewebigen Ueberzug die Gelenkhöhle begrenzen und führt dies zur Annahme, dass die einander entgegen wachsenden Knorpel die mittleren Theile der Gelenkanlagen nach den Seiten drängen, bis sie selbst zur Berührung kommen, womit dann die Gelenkhöhle gegeben wäre. Zu diesem Vorgange kommt dann in den peripherischen Theilen der Gelenke noch eine *Solutio continui*, welche vielleicht in gewissen Gelenken, wie denen mit Zwischenscheiben, als einziger Factor auftritt, bei welcher Spaltbildung wohl unzweifelhaft mechanische, von den umgebenden Weichtheilen (Muskeln, Sehnen, Bänder) ausgehende Wirkungen eine Hauptrolle spielen. Ob in einzelnen

Fällen auch Erweichungen bei der Gelenkbildung eine Rolle spielen, ist fraglich und möchte ich die sogenannten Halbgelenke, bei denen so etwas sich findet, hier nicht herbeiziehen.

Die erste typische Gestaltung der Gelenkflächen leite ich von Wachsthumserscheinungen ab, indem dieselbe, wie z. B. am Tarsus, Carpus, Hüftgelenke, Ellbogengelenke u. s. w. zu einer Zeit auftritt, in welcher an einen Einfluss von Muskelwirkungen (L. Fick) unmöglich gedacht werden kann, dagegen bin ich vollkommen bereit zuzugestehen, dass die gebildeten Gelenke später noch mannigfach sich umgestalten und gewissermassen sich abschleifen.

In Betreff der Zeit, in welcher die Gelenke sich bilden, so bemerke ich, dass dieselben bei menschlichen Embryonen 6—8 Wochen nach dem ersten Auftreten der Knorpel erscheinen. So finde ich bei 4 Monate alten menschlichen Embryonen an den Extremitäten alle Gelenke bis auf die der letzten Phalangen angelegt.

Die Bildung der Skeletttheile der Extremitäten anlangend, sei in erster Linie erwähnt, dass mit einziger Ausnahme der Clavicula alle Extremitätenknochen als ächte hyaline Knorpel vorgebildet werden. In Betreff der Bildung und Umgestaltung der Knorpel und Knochen, so kann der histologische Theil der Frage hier unmöglich besprochen werden und beschränke ich mich, bevor ich zur Schilderung der Gestaltung der einzelnen Knochen mich wende, auf folgende Bemerkungen:

Nachdem die knorpeligen Extremitätentheile einmal gebildet sind, wachsen sie bald mehr, bald weniger lang in diesem Zustande fort, bevor die Verknöcherung beginnt. Diese tritt mit Einem oder mehreren Knochenpunkten auf und wandelt nach und nach den ganzen Knorpel in Knochen um, bis auf wenige Ueberreste, die an den Gelenkflächen und Apophysen sich erhalten und das Längenwachsthum oder, wie bei den platten Knochen, die Flächenvergrösserung der Knochen besorgen. Schliesslich kommen ohne Ausnahme die einzelnen getrennt entstandenen Stücke, die in einem einheitlichen Knorpel entstanden sind, und wenn derer auch noch so viele sind, zur Verwachsung, ein Gesetz, das selbst für die meisten Theile des knorpeligen Primordialschädels Gültigkeit besitzt.

Die Gesetze des Auftretens der Knochenpuncte und ihres Verwachsens, so wie des Wachsthums der Extremitätenknochen überhaupt sind noch lange nicht hinreichend erforscht, und beschränke ich mich auf folgende Andeutungen (S. Würzb. Verh. Bd. VI. 1873 S. 42).

1. An langen Röhrenknochen mit Epiphysen an beiden Enden entsteht immer der Eine Epiphysenkern früher als der andere und ver-

schmilzt später mit der Diaphyse. An demselben Ende des Knochens ist das Längenwachsthum der Diaphyse grösser.

2. Kleine Röhrenknochen mit nur einer Epiphyse wachsen an der Seite dieser in ihren Diaphysen am stärksten.

3. Alle Epiphysen wachsen an der Gelenkseite stärker als gegen die Diaphyse zu.

4. Alle überknorpelten Apophysen und Ränder zeigen ein grosses Wachsthum (*Crista ilei*, *Basis scapulae*, *Olecranon*, *Tuber ischii* u. s. w.).

5. Kurze Knochen wachsen an allen überknorpelten Flächen ziemlich gleichmässig.

6. Bei allen Extremitätenknochen spielen auch Periostablagerungen und äussere und innere Resorptionen eine grosse Rolle und kommt die endliche Gestaltung derselben nur durch ein gesetzmässiges Zusammenwirken dieser Vorgänge und des Knorpelwachsthums zu Stande.

Ich wende mich nun zur Schilderung der Entwicklung der einzelnen Knochen.

Obere Extremität. Schlüsselbein.

Von den Knochen der oberen Extremität soll das Schlüsselbein nach Bruch (Zeitschr. f. wiss. Zool. IV Seite 371) nicht knorpelig präformirt sein, wogegen Gegenbaur (Jenaische Zeitschr. Bd. I S. 7) auch bei diesem Knochen eine knorpelige Anlage findet, die nur durch etwas grössere Weichheit von den andern Knorpeln sich unterscheide. Gegenbaur stützt sich vor Allem auf die Untersuchung eines menschlichen Embryo der 7. Woche von 18 mm Länge, dessen Clavicula ein weiches, 3 mm langes Stäbchen war, das in der Mitte einen kleinen Knochenkern (Verkalkung) besass, und in seinen weichen Theilen den Bau des Knorpels zeigte, jedoch nicht so scharf wie diese von den umgebenden Weichtheilen unterschieden war. Diese Angaben Gegenbaur's kann ich für das Kaninchen dem Wesentlichen nach bestätigen. Bei Embryonen von 17 Tagen und 2 cm Länge fand ich die Clavicula, obschon noch gänzlich unverkalkt, doch präformirt und in ihrer ganzen Länge erkennbar und aus einem Gewebe bestehend, das allerdings nicht die vollen Charaktere der übrigen Knorpel des betreffenden Embryo trug, d. h. weniger hell und mit weniger Zwischensubstanz versehen war, aber doch als eben in Bildung begriffenes Knorpelgewebe angesprochen werden durfte. Bei Embryonen von 2,5 cm und 18 Tagen zeigte sich in der Mitte der Clavicula im Innern die erste Verkalkung ohne Krümelbildung, die im weiteren Verlaufe zu einem Gewebe führte, das immer mehr Aehnlichkeit mit ächtem Knochengewebe erhielt, so dass somit hier eine Umwandlung eines zwischen Knorpel und zelliger Bindesubstanz stehenden Gewebes in Knochen vorläge.

Mit dem Vorschreiten der Verknöcherung bilden sich auch an der

Clavicula Periostablagerungen, und wandelt sich das weiche Gewebe an den Enden in ächten Knorpel um, der dann das Längenwachsthum besorgt.

Diesem zufolge stimmt die Clavicula wenigstens dadurch, dass sie vor der Ossification präformirt ist, mit den Knochen des Rumpfes überein und füge ich noch bei, dass nach Gegenbaur auch die Furcula der Vögel knorpelig sich anlegt.

Die Clavicula ist übrigens der erste Knochen der bei Menschen ossificirt, und zwar in der 7. Woche und erreicht rasch eine bedeutende Grösse, so dass sie im 3. Monate bereits 8—9 mm Länge besitzt.

Die sternale Epiphyse der Clavicula entwickelt zwischen dem 15. und 18—20. Jahre einen Knochenkern in sich, der erst am Ende der Wachsthumsperiode 22.—25. Jahr) mit dem Hauptstücke verwächst.

Anmerkung. In einer während des Druckes dieses Abschnittes erschienenen Arbeit von Götte (s. u.) wird ausführlich von der Entwicklung der Clavicula und des Brustbeins gehandelt und erwähne ich hier nur 1) dass G. im Anschlusse an ältere Angaben Rathke's (Entw. der Schildkröten) die ersten Anlagen des Schlüsselbeins und des Schultergürtels verbunden sein lässt, und 2) dass G. alle sogenannten episternalen Skeletttheile von der Clavicula ableitet und insofern als gewisse episternale Theile an der Bildung des *Manubrium sterni* sich betheiligen, einen clavicularen Brustbeintheil von einem costalen unterscheidet.

Scapula. Das Schulterblatt verknöchert im Anfange des 3. Monates mit einem mittleren Kerne, der bald über den ganzen Knorpel sich ausdehnt mit Ausnahme des hinteren Randes, des untern Winkels des *Processus coracoideus*, der *Cavitas glenoidea*, der *Spina scapulae* (Knorpelbeleg sehr dünn) und des *Acromion*, die noch beim Neugeborenen knorpelig sind und wie Epiphysen und Apophysen eines Röhrenknochens beim weiteren Wachsthume sich betheiligen. Im ersten Jahre erhält der *Proc. coracoideus* einen besondern Kern. Andere Kerne erscheinen erst später, so im zehnten oder elften Jahre ein Kern am oberen Abschnitte der *Cavitas glenoidea* (Schwegel S. 19; *Os souscoracoidien*, Rambaud et Renault, *Osteoepiphysis bicipitalis*. Uffelmann), und zur Zeit der Pubertät 1) zwei neue Kerne im *Proc. coracoideus*, einer an der Spitze und einer an der Basis nach hinten zu (Rambaud et Renault, Pl. 18 Fig. 10. L'), 2) zwei bis drei Kerne im Acromion, 3) ein dünner scheibenförmiger Kern in der ganzen Ausdehnung der *Cavitas glenoidea* (Schwegel. Rambaud et Renault), 4) ein Kern im untern Winkel, 5) ein langer streifenförmiger Kern in der ganzen Länge der Basis, und 6) ein nicht beständig vorhandener Kern in der Spina. Von allen diesen Nebenkernen verwächst zuerst der Hauptkern des Rabenschnabelfortsatzes mit dem

Knochen (nach dem 16.—17. Jahre) und bis zum 22.—25. Jahre hat der Knochen in der Regel alle Kerne in sich aufgenommen

Humerus. Das Oberarmbein ossificirt in der 8. oder 9. Woche in der Diaphyse. Bei der Geburt sind die beiden Epiphysen noch vollkommen knorpelig, die Diaphyse verknöchert. Im ersten Jahre bilden sich dann zuerst zwei Kerne in den Epiphysen, und zwar Einer in der oberen Epiphyse und etwas später einer in der *Eminentia capitata*. Bald nachher (im 2. Jahre) erscheint ein Kern im *Tuberculum majus*, und etwas später einer im *Tuberculum minus*. Zu diesen Kernen gesellen sich dann noch solche in den Condylen (5.—10. Jahr), von denen der im *Condylus internus* vor dem andern auftritt, und in der *Trochlea* (12. Jahr, nach Schwegel im 2.—5. Jahr), von welchen Nebenkernen die oberen früher als die unteren mit dem Hauptepiphysenkerne sich verbinden. Zwischen dem 16. und 20. Jahre verwachsen die Epiphysen mit der Diaphyse, und zwar die untere früher als die obere.

Vorderarmknochen. Bei den Vorderarmknochen beginnt die Verknöcherung der Diaphyse im 3. Fötalmonate, doch bleiben die Epiphysen auch nach der Geburt noch lange knorpelig. Bei beiden Knochen erscheinen die unteren Epiphysenkerne vor den oberen, und zwar beim *Radius* früher (im 5. Jahre, Uffelmann) als bei der Ulna (im 6. Jahre, Uffelmann). Der obere Kern tritt im *Radius* im 5.—7. Jahre einfach, in der *Ulna*, an der Endplatte des *Olecranon*, doppelt auf, und zwar ein medialer grösserer Kern im 11. Jahre und ein lateraler kleinerer im 14. Jahre (Uffelmann). Nebenkerne, die zum Theil nicht beständig sind, kommen vor in der *Tuberositas radii*, im *Processus coronoideus ulnae* (Schwegel), zwischen *Olecranon* und Diaphyse (Schwegel, von Uffelmann geläugnet), in den Griffelfortsätzen von *Radius* und *Ulna*. Epiphysen und Diaphysen verschmelzen an den oberen Enden dieser Knochen um das 16. Jahr, an den unteren Enden im 19. bis 20. Jahre.

Handwurzel. Die knorpeligen Handwurzelstücke werden schon im 2. Fötalmonate deutlich und bleiben in der Regel knorpelig bis zur Geburt. Die Verknöcherung findet bei allen mit Einem Kerne statt, und zwar in folgender Reihenfolge und Zeit: 1) *Capitatum* (1. Jahr); 2) *Hamatum* (1. Jahr); 3) *Triquetrum* (3. Jahr); 4) *Trapezium* (5. Jahr); 5) *Lunatum* (5. Jahr); 6) *Naviculare* (6. u. 7. Jahr); *Trapezoideum* (7.—8. Jahr); 8) *Pisiforme* (12. Jahr).

Centrale carpi. Sehr beachtenswerth erscheint die Entdeckung eines 9. Handwurzelknorpels bei jungen Embryonen durch Henke und Reyher und E. Rosenberg (l. ii. cc., welcher offenbar dem bleibenden *Centrale* des *Carpus* einiger Säuger, der Reptilien und Amphibien entspricht. Nach E. Rosenberg erscheint das *Centrale* bei Embryonen des 2. Monates,

sobald die übrigen Handwurzelknorpel deutlich sind, erhält sich bis in den Anfang des 3. Monates, zu welcher Zeit es sich noch in einer Extremität von 0,85 cm Gesammtlänge vorfand. Von da an schwindet das *Centrale* von der Volarseite nach dem Handrücken zu und ist bereits bei einer Länge von Vorderarm und Hand von 1,5 cm nicht mehr da.

Diese Angaben kann ich nach Beobachtungen an vier Embryonen aus dem 2. und 3. Monate bestätigen, deren Hände (vom *Lunatum* bis zur Spitze des Mittelfingers 2,13; 3,13; 4,21 und 4,78 mm massen. Das *Centrale* erschien genau so, wie E. Rosenberg (Fig. 38) es dargestellt hat, umgeben von den *Carpalia* 1., 2. und 3. (*Multangula* und *Capitatum*) und dem *Radiale* (*Naviculare*) und ohne alle Beziehungen zum *Intermedium* (*Lunatum*), rundlich dreieckig von Gestalt, und mass beim zweiten Embryo 0,097 : 0,13 mm; beim dritten 0,17 : 0,20; beim vierten 0,14 : 0,17. — Wie E. Rosenberg bin auch ich zur Annahme gelangt, dass das *Centrale* später schwindet und nicht mit dem *Radiale* sich vereint, denn es war dasselbe bei einem Embryo des 3. Monates, dessen *Metacarpus* III. 1,56 mm lang war, nur noch an der Dorsalseite des *Carpus* in einer Grösse von 0,14 mm vorhanden, und fehlte ganz bei einem etwas älteren Embryo, bei dem die Ossification der Metacarpusknochen bereits begonnen hatte. Doch deutete noch eine mit einer weichen Bindesubstanz erfüllte Lücke die Stelle an, wo das *Centrale* gesessen hatte, welche später vom *Radiale* eingenommen wurde.

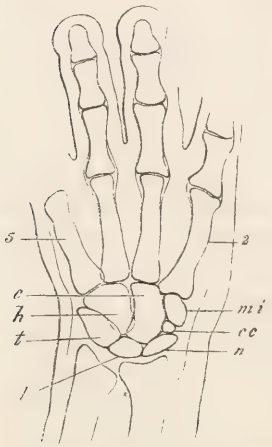


Fig. 299.

Ein zweites überzähliges Handwurzelelement sahen Henke und Reyher neben einem *Centrale* in Einem Falle zwischen *Scaphoideum* und *Trapezium*, radialwärts vom *Centrale* (l. c. Taf. I. Fig. 1). Möglicherweise ist dieses Gebilde, wenn es als selbständiger Knorpel sich bestätigt, dem Sesambein des *Abductor pollicis longus* des Orang und anderer Primaten gleichzusetzen (E. Rosenberg).

Ossa metacarpi. Die *Ossa metacarpi* verknöchern in den Diaphysen schon im 4. Mo-

Fig. 299. Flächenschnitt der Hand eines menschlichen Embryo vom 3. Monate. Daumen und *Carpale primum* (*Multangulum majus*) nicht sichtbar. Vergr. 10mal. *n Naviculare* (*Radiale*; *l Lunatum* (*Intermedium*; *t Triquetrum* (*Ulnare*; *cc' Centrale carpi*; *mi Multangulum minus* (*Carpale secundum*); *c Capitatum* (*Carpale tertium*) *h Hamatum* (*Carpale quartum*; *2* Zweiter *Metacarpus*; *5* Fünfter *Metacarpus*.

nate, und zwar nach Schwegel gewöhnlich in folgender Reihenfolge: Zweiter *Metacarpus*, dann dritter und erster, endlich nach einander vierter und fünfter. In derselben Reihenfolge und um dieselbe Zeit verknöchern auch die Phalangen, und zwar die der ersten Reihe früher als die andern. Bei der Geburt sind alle diese Knochen von der Diaphyse aus fast ganz verknöchert, besitzen jedoch alle je Eine grosse knorpelige Epiphyse, welche bei allen Phalangen und dem *Metacarpus* 1 das proximale, bei den anderen Metacarpusknochen das distale Ende einnimmt. In dieser Epiphyse entstehen in den Metacarpusknochen vom zweiten, in den Phalangen vom dritten Jahre an früher oder später besondere Kerne, welche erst nach der Pubertät mit den Diaphysen sich verbinden. Nach Schwegel sollen alle Phalangen und Metacarpusknochen an beiden Enden Epiphysenkerne besitzen, wie dies schon Albin für den *Metatarsus* und *Metacarpus* I. angegeben hatte. Allen Thomson und Humphry bestätigt Albin's Angabe und fand auch am 2. *Metacarpus* eine proximale Epiphyse, meldet jedoch nichts derartiges von den Phalangen. Dagegen sah Thomson beim Seehunde an der hinteren Extremität und beim Delphine auch an den Phalangen je 2 Epiphysen (Journ. of Anat. III. 1869 pag. 131).

Hüftbein.

Von den Knochen der unteren Extremität hat das Hüftbein als Vorläufer einen zusammenhängenden Knorpel von der Gestalt des späteren Knochens, der jedoch, wie Gegenbaur meldet (Morph. Jahrb. II. S. 238, nach E. Rosenberg's Entdeckung beim Menschen ursprünglich aus zwei Stücken besteht, dem Schambeintheil und dem Darmbeinsitzbeintheil. Die Verknöcherung beginnt mit 3 Kernen, einem im Darmbeine im 3.—4. Monate, einem (selten zwei) im absteigenden Aste des Sitzbeines im 4.—5. Monate und einem (selten zwei) im horizontalen Schambeinaste im 5.—7. Monate. Beim Neugeborenen sind noch knorpelig der Darmbeinkamm, der ganze Pfannenrand und die Pfanne, in deren Tiefe jedoch die drei Knochenkerne durch Knorpel getrennt der Oberfläche nahe stehen, der absteigende Schambein- und der aufsteigende Sitzbeinast, der Sitzbeinhöcker und der Sitzbeinstachel. Zwischen dem 6.—12.—14. Jahre entstehen drei Epiphysenkerne da, wo die drei Knochen im *Acetabulum* zusammenstossen, *Epiphyses acetabuli* (Schwegel), deren Beständigkeit und genaueres Verhalten noch weiter zu untersuchen ist. Einer davon am Schambeine (*os cotyloidien*, Rambaud und Renault, pag. 221. Pl. 21 Fig. 10: *os acetabuli*, W. Krause, Med. Centralbl. 1876 No. 46) erweckt besonderes Interesse, weil derselbe, wenn er, wie beim Kaninchen nach Krause, später mit dem Sitzbeine verschmilzt, das Schambein von der Pfanne ausschliesst, auf welches Verhalten bei gewissen Thieren Gegenbaur die Aufmerksamkeit gelenkt hat

l. c.). Um dieselbe Zeit wie diese Kerne entsteht auch ein Epiphysenkern an der *Superficies auricularis* des Ileum und am Symphysenende des *Os pubis* (Schwegel) und Nebenknochenpuncte in der *Spina anterior inferior ilei*, der *Crista ilei*, der *Tuberositas* und *Spina ischii*, dem *Tuberculum pubicum*, der *Eminentia iliopectinea* und dem Grunde der Pfanne *Apophyses juncturae*, Schwegel. Von allen diesen Knochenpuncten vereinigen sich zuerst vom 7. oder 8. Jahre an die den *Arcus pubis* begrenzenden Theile der Schambeine und Sitzbeine, dagegen sind die drei Hauptstücke, sammt ihren im 14.—18. Jahre mit den betreffenden Diaphysen verschmelzenden Epiphysen, in der Pfanne bis zur Pubertätszeit durch einen Yförmigen, die Knochenkerne der *Apophyses juncturae* enthaltenden Knorpel geschieden und tritt die Verschmelzung dieser Theile im 17. oder 18. Jahre ein, nachdem im Grunde der Pfanne vorher oft ein einziger Knochenkern entstanden ist, auf den der Name *Os acetabuli* am besten passen würde. Die Nebenkerne verschmelzen erst gegen das Ende der Wachsthumsperiode mit dem übrigen Knochen.

Femur. Der Oberschenkel erhält seinen Diaphysenkern am Ende des 2. Monates und verknöchert bald in seiner Diaphyse in grosser Ausdehnung. Am Ende der Fötalperiode zeigt sich ein Kern in der unteren Epiphyse und bald nach der Geburt einer im Kopfe. Dazu kommen dann noch im 3.—11. Jahre ein Kern im *Trochanter major* und im 13.—14. Jahre einer im *Trochanter minor*. In umgekehrter Reihenfolge verschmelzen dann diese Kerne mit der Diaphyse zwischen dem 17. und 24. Jahre, und somit der *Trochanter minor* zuerst, zuletzt die untere Epiphyse. Nach Schwegel haben auch die Condylen des Femur ihre besonderen, vom 4. bis 8. Jahre entstehenden Kerne, die vom 7. bis 14. Jahre mit dem Epiphysenkerne sich vereinen.

Crus. Die Unterschenkelknochen verknöchern von der Mitte aus im Anfange des 3. Monates. Bei der Geburt sind beide Enden noch knorpelig, erhalten jedoch ihre Kerne, von denen die oberen zuerst auftreten, im ersten bis dritten Jahre, so dass die der *Fibula* um ein Jahr und mehr später auftreten als die der *Tibia*. Um das 18.—20. Jahr, auch wohl später, vereinen sich die Epiphysen mit den Diaphysen, und zwar die unteren zuerst. Nebenkerne können vorkommen in der *Tuberositas tibiae* und in den *Malleoli* (Schwegel). Die Kniescheibe ist schon im 2. Monate als Knorpel sichtbar, erhält jedoch ihren Kern im 1.—3. Jahre.

Fussknochen. Von den Fusswurzelknochen verknöchern vor der Geburt meist nur *Calcaneus* 6. Monat), *Astragalus* (7. Monat), manchmal auch das *Cuboideum*. Im ersten Jahre ossificiren *Naviculare* (Schwegel; nach Quain im 4. oder 5. Jahre) und *Cuneiforme* I, das *Cuneiforme* II im

dritten und das III. im vierten Jahre. Der *Calcaneus* erhält zwischen dem 6. und 10. Jahre einen Nebenkern oben am Fersenhöcker, der nach der Pubertät mit dem Hauptknochen verschmilzt.

Mittelfussknochen und Zehenglieder verhalten sich wie die der Hand, nur dass ihre Kerne und die Verschmelzungen derselben im Allgemeinen etwas später auftreten als an der Hand.

Literatur des Knochensystems.

Ausser den auf Seite 31 und folgend. citirten Arbeiten von A. Bidder (73), Callender 85, Dursy 94), Gegenbaur (104), Hasse (111), Henke und Reyher 113, Kölliker 127, Mihalkovics 154), Parker (172—175), Rathke (185), Reichert (193), Al. Rosenberg (206), Schwarck (226), Schwegel (227), Semmer (229) vergleiche man noch folgende Abhandlungen:

Spöndli, Ueber den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Zürich 1846. — Huxley, On the theory of the vertebrate skull in Proc. Royal Society. 1858. — C. Bruch, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Knochensystems in Denkschr. der schweizer. naturf. Gesellsch. 1853. Bd. XII. — Derselbe, Untersuchungen über d. Entw. der Gewebe. 2 Lief. Frankf. 1863 u. 1867. — Gegenbaur, Ueber die Entwicklung der Clavicula in Jenaische Zeitschr. Bd. I. S. 1. — Derselbe, Ueber primäre und secundäre Knochenbildung unter besond. Bezieh. auf die Lehre vom Primordialcranium in Jenaische Zeitschrift Bd. III S. 54. — Derselbe, Zur Morphologie der Wirbelthiere in seinem Jahrbuch Bd. II S. 396. — Magitot et Robin, Sur le cartilage de Meckel in Ann. d. sc. nat. XVIII. 1862, pag. 213 Pl. XVI. — Robin, Développement des vertèbres axis et atlas. Journ. d'Anat. et de Phys. I. pag. 274. Pl. VII—X. — H. Müller in Henle's Zeitschr. 1858. II. S. 202 (Chorda dorsalis-Reste). — Luschka, Die Altersveränderungen der Zwischenwirbelknorpel in Virchow's Arch. No. IX, S. 311 und Ueber gallertige Auswüchse am Clivus. Ebend. Bd. 11 S. 8. — Virchow, in Würzb. Verh. No. 2. S. 283 (Chordareste, Gallerte d. C. intervert.). — A. Rambaud et Ch. Renault, Origine et développement des os. Paris 1864. — W. Henke, Zur Anatomie des Kindesalters in Gerhardt's Handbuch d. Kinderkrankheiten. Bd. I. — W. Müller, Ueber d. Bau d. Chorda dorsalis in Jenaische Zeitschr. VI. S. 327. — Kölliker, Die normale Resorption d. Knochengewebes. Leipzig 1873. — G. Hartmann, Beiträge zur Osteol. d. Neugeborenen. Tübingen 1869. — Jhering, H. v., Die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Stirnbeines in Müll. Arch. 1872. S. 649. — J. Uffelmann, Beitr. z. Lehre v. d. Knochen jugendlicher Individuen. Hameln 1876. — J. Brock, Ueber die Entwicklung des Unterkiefers der Säugethiere in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII S. 287. — Rosenberg, Emil, Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen in Morphol. Jahrb. Bd. I, S. 83 Taf. III. IV. — O. Hertwig, Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des

Skelettes der Mundhöhle in M. Schultze's Archiv. Bd. XI. 1874. — R. Wiedersheim, Das Kopfskelett der Urodelen in Morph. Jahrb. Bd. III. — J. Heiberg, Ueber die Zwischenwirbelgelenke und Knochenkerne der Wirbelsäule bei den Neugeborenen und ihr Verhalten zur Chorda dorsalis, in Schenk's Mittheilungen aus dem Wiener embryolog. Institute. Heft II. 1878. S. 119. — F. Frenkel, Beitr. z. anat. Kenntniss d. Kreuzbeines der Säugethiere in Jen. Zeitschr. Bd. VIII. 1873. S. 391. — Gruber, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Steigbügels und ovalen Fensters in Schenk's embryolog. Mitth. Heft II. 1878. S. 167. — W. K. Parker and G. F. Bettany, The morphology of the skull. 1877 (Konnte nicht mehr benutzt werden). — Götte, Beitr. z. vergl. Morphologie des Skelettsystems d. Wirbelthiere in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. S. 502. — A. J. Vrolik, Stud. ü. d. Verknöcherung d. Schädels der Teleostei und die Verknöcherung des Schläfenbeins der Säugethiere in Niederl. Arch. f. Zool. Bd. I. S. 219—318. — Stieda, Entwickl. d. Unterkiefers u. Meck. Knorpels in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875. S. 243.

II. Entwicklung des Nervensystems.

§ 35.

Erste Entwicklung des Gehirns, Hirnblasen, Krümmungen des Gehirns.

Erste Anlage des Medullarrohres.

Aus früheren Schilderungen ist hinreichend bekannt, dass das centrale Nervensystem im Bereiche der Stammzone der Embryonalanlage aus einer langen, mässig breiten Platte, der Medullarplatte, sich anlegt, welche mit dem Hornblatte ununterbrochen zusammenhängt und nach und nach zu einem Halbcanale sich umwandelt, dessen nach der Rückseite offene Rinne die Rückenfurche und dessen Begrenzungsränder die Rückenwülste heissen (Fig. 46, 77). Der allmälige Verschluss dieser Rinne am Rumpfe und am Kopfe und die Bildung eines zusammenhängenden Medullarrohres ist ebenfalls schon besprochen, ebenso wie die ersten Zustände des Gehirns, doch erscheint es zweckmässig, die hier in Betracht kommenden Vorgänge noch einmal im Zusammenhange zu schildern und hierbei die Vögel und die Säugethiere, die in manchen Einzelheiten von einander abweichen, auseinanderzuhalten.

Hirnrohr der Vögel. Verschluss desselben.

Bei den Vögeln beginnt der Verschluss der Rückenfurche am Kopfe und findet die erste Anlage des Hirnrohres zu einer Zeit statt, in welcher nur wenige Urwirbel angelegt sind, und zwar in der ersten Hälfte des 2. Tages. Die Fig. 39 zeigt das erste Auftreten dieses Vorganges und

bei dem nur wenig älteren Embryo der Fig. 300 ist die Rückenfurche etwas hinter dem vordersten Ende des Kopfes bereits in bedeutender Ausdehnung geschlossen, so jedoch, dass die Schlussnaht *Mn* noch leicht erkennbar ist. Ganz vorn am Kopfe besteht die Rückenfurche noch *Rf''* als ziemlich weite Rinne und hinten öffnet sich dieselbe von der Mitte des Kopfes an und wird bald so breit, wie die Stammzone, in welchem Zustande sie auch in der Gegend der Urwirbel zu treffen ist, nur dass dieselbe immer mehr sich abflacht. Im weiteren Verlaufe schliesst sich nun die Rückenfurche, nach vorn und hinten vorschreitend, immer mehr und ist bereits bei dem Embryo der Fig. 44 das Medullarrohr am Kopfe ganz geschlossen mit einziger Ausnahme einer Stelle ganz vorn, wo noch eine kleine Oeffnung in Gestalt einer senkrechten länglich runden Spalte besteht, die schliesslich ebenfalls verwächst und zwar so, dass hier eine senkrecht stehende Naht sich ausbildet und an Querschnitten des vordersten Hirntheiles eine obere und untere Spalte oder Schlussstelle sich findet, wie dies His richtig darstellt (Taf. VIII, Fig. III_1).

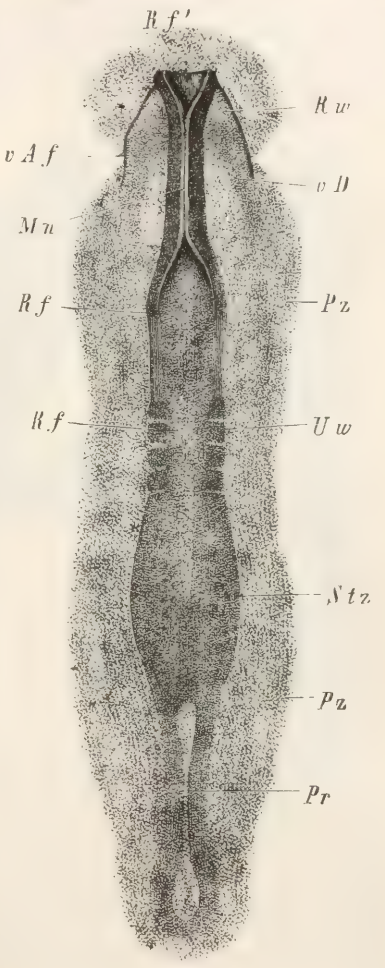


Fig. 300.

Das Verhalten der Hirnanlage auf Querschnitten bei noch offener Rückenfurche lehren die Figg. 57, 58, 59, 77 und 78, von denen ich die letztere hier wieder vorführe.

Fig. 300. Embryonalanlage von 3 mm Länge eines 36 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 39mal. *Pz* Parietalzone; *Stz* Stammzone; *Rw* Rückenwülste mit der Rückenfurche zwischen denselben; *Pr* Primitivstreifen; *Mn* Naht des Medullarrohres am Kopfe; *vD* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *Rf'* Rückenfurche, vorne offen; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte vom Kopfe; *Uw* Urwirbel.

Einen Schnitt mit der Naht des Medullarrohres gibt die Fig. 84, an welchem die Nahtstelle leistenartig vorragt (Medullarleiste His) und das geschlossene Hirnrohr stellt die Fig. 79 dar.

Gliederung des Hirnrohres der Vögel.

Gleichzeitig mit dem Verschlusse des Hirnrohres tritt an demselben auch eine Gliederung auf, welche zur Entstehung der sogenannten

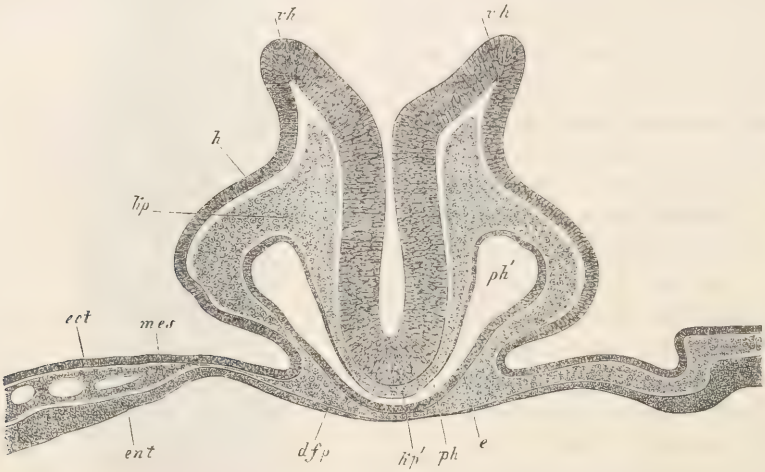


Fig. 301.

Hirnblasen.

Hirnblasen führt. Die erste Andeutung dieser Theile zeigt das vorn noch offene Hirnrohr der Fig. 302, an welchem die erste Blase oder das Vorderhirn[1] bereits erheblich mehr entwickelt ist als die zweite Blase oder das Mittelhirn[2] und die noch schwächer ausgeprägte dritte Blase, das Hinterhirn[3], doch werden diese Anschwellungen sehr bald deutlicher und im Flächenbilde durch starke Einbuchtungen von einander geschieden, während zugleich die erste Blase seitlich zwei grosse Ausbuchtungen entwickelt, die nichts anderes sind, als die erste Andeutung der primitiven Augenblasen.

1) Prosencephalon. Huxley. 2) Mesencephalon, Huxley. 3) Epencephalon, Huxley.

Fig. 301. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (Nr. XXb). Vergr. 100mal. *v.h* Weit klaffende Ränder des Vorderhirns (offene Rückenfurche des Kopfes); *h* Hornblatt seitlich am Kopfe; *kp* mittleres Keimblatt oder Kopfplatten (Urwirbelplatten des Kopfes) seitlich am Medullarrohre; *kp'* dieselben unter dem Hirn an der Schädelbasis ohne Chorda; *ph* mittlerer spaltenförmiger Theil des Vorderdarmes (Pharynx); *ph'* seitlicher weiterer Theil; *dfp* vordere Schlundwand oder Darmfaserplatte des Schlundes (Schlundplatte); *e* Schlundepithel; *ect*, *mes*, *ent* die drei Keimblätter in der *Area opaca* neben dem Kopfe.

Aber auch dieses Stadium erhält sich nicht längere Zeit, vielmehr entwickeln sich aus der ersten Hirnblase bald zwei Unterabtheilungen, welche die Fig. 303 in ihrer ersten Ausbildung zeigt. In sehr unbedeutendem Grade macht sich ein solches Zerfallen auch am Hinterhirne geltend, während die mittlere Hirnblase unverändert sich erhält. Weitere Veränderungen der Hirnblasen.

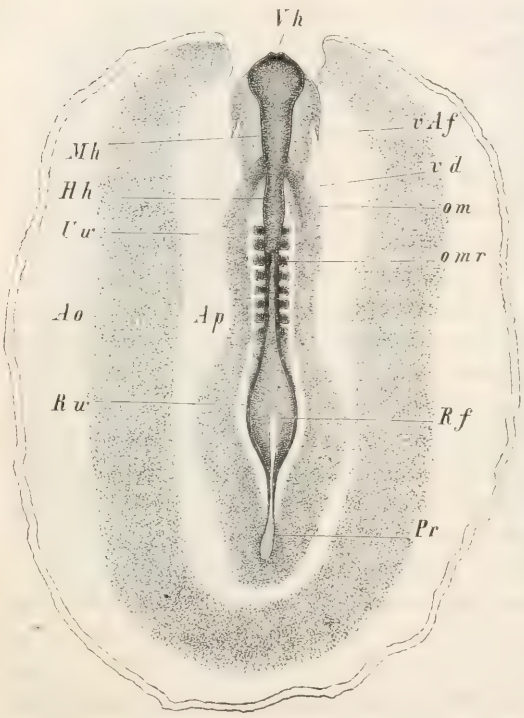


Fig. 302.

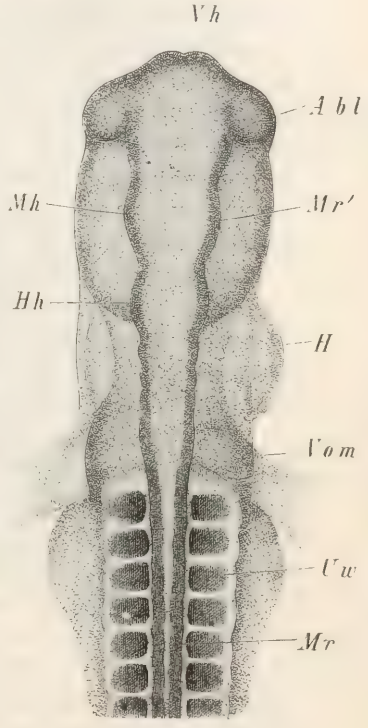


Fig. 303.

Die am Vorderhirne auftretenden Veränderungen beruhen auf folgenden. Ursprünglich besteht das Vorderhirn gewissermassen nur Erste Hirnblase. Primitives Vorderhirn.

Fig. 302. Hühnerembryo von 4,2 mm Länge vom zweiten Brüttage mit der *Area pellucida* und *vasculosa* von der Rückseite. Etwas über 15mal vergr. *Ao* Gefässhof, durch die Anlage der Randvene begrenzt, im äusseren Theile nicht schattirt (die Anlagen der Blutgefässe sind nicht dargestellt). *Ap Area pellucida; Vh* Vorderhirn; *Mh* Mittelhirn; *Hh* Hinterhirn; *omr* Stelle, wo das Medullarrohr sich öffnet; *Rw* Rückenwülste; *Rf* Rückenfurche weit offen; *Uw* Urwirbel; *Pr* Primitivstreifen; *vd* vordere Darmpforte; *om Venae omphalo-mesentericae* (Anlage); *vAf* vordere Amnionfalte.

Fig. 303. Vorderer Theil des Embryo der Fig. 70 vom Rücken her. 40mal vergr. Buchstaben wie in Fig. 70. *Mr'* Wand der 2. Hirnblase.

aus zwei seitlichen Ausbuchtungen, den Augenblasen, und fehlt demselben ein mittlerer, von diesen getrennter Abschnitt als deutlich unterscheidbares Gebilde ganz und gar. Nach und nach aber wächst der zwischen den Augenblasen gelegene Theil nach vorn und oben aus (Fig. 303 *Vh*) und kommen so die Augenblasen etwas nach hinten und unten zu liegen. Indem nun diese Vorgänge immer mehr an Ausdehnung gewinnen und zugleich die primitiven Augenblasen vom Vorderhirne sich abschnüren und mit einem Stiele, der Anlage des Opticus, sich versehen, sondert sich endlich das Vorderhirn in zwei Abschnitte, einen vordern,

Secundäres Vorderhirn. Zwischenhirn.

das secundäre Vorderhirn, Mihalkovics, vor und über den Augenblasen und einen hintern, das Zwischenhirn, mit dessen unterer Seite die Augenblasen in Verbindung stehen. Von diesen zwei Gebilden ist das Zwischenhirn als eine Umbildung des mittleren Abschnittes des primitiven Vorderhirns anzusehen, während das secundäre Vorderhirn vorwiegend als eine Neubildung sich darstellt, doch enthält dasselbe unstreitig auch Elemente des primitiven Vorderhirns und erscheint es mir als unstatthaft, dasselbe als bei der ersten Anlage gar nicht vorhanden und somit Alles, was aus demselben hervorgeht (das Cerebrum), als eine secundäre Bildung anzusehen, wie Mihalkovics will.

Dritte Hirnblase.

Eine gewisse Sonderung macht sich zweitens auch am Hinterhirne geltend, doch ist dieselbe zur Zeit, wo die ersten Spuren von Zwischenhirn und eigentlichem Vorderhirn auftreten, in der Regel sehr wenig deutlich. In der Fig. 303 besteht das Hinterhirn aus einer vorderen Anschwellung (*Hh*), auf welche dann ein schmalerer Theil folgt, dessen Ränder wellenförmig gebogen erscheinen. Noch unbestimmter sind diese

Hinterhirn sensu strictiori Nachhirn.

zwei Abschnitte, die man als Hinterhirn im engeren Sinne und als Nachhirn bezeichnet hat, in der Fig. 76 auf Seite 142 an einem älteren Embryo, bei dem bereits die Hirnkrümmung in der ersten Ausbildung begriffen und Vorderhirn und Zwischenhirn angelegt sind, und kann ich daher Mihalkovics nicht beistimmen, wenn er die Theilung des Hinterhirns als Regel vor derjenigen des Vorderhirns vor sich gehen lässt. Eine deutliche Sonderung der 3. Hirnblase in Hinterhirn und Nachhirn wird überhaupt erst von dem Zeitpuncte an bemerklich, in welchem die Anlagen des kleinen Gehirns bestimmter auftreten, was nicht vor der Ausbildung der Hirnkrümmung geschieht.

Gehirn der Säuger.

Die erste Entwicklung des Gehirns der Säugethiere weicht nach meinen Erfahrungen in einigen Beziehungen von derjenigen der Vögel ab. Die wichtigste Thatsache ist die, dass lange vor dem Verschlusse der Rückenfurche die Medullarplatte am Kopfe eine Gliederung und die späteren Hirnabtheilungen erkennen lässt. Und zwar treten uranfänglich nur zwei solcher Ab-

schnitte auf (Figg. 164, 165), eine vordere breitere, die dem Vorderhirne, und eine hintere schmälere, die dem Hinterhirne und Mittelhirne entspricht. Diese zwei Abtheilungen sind auch zu einer Zeit noch deut-

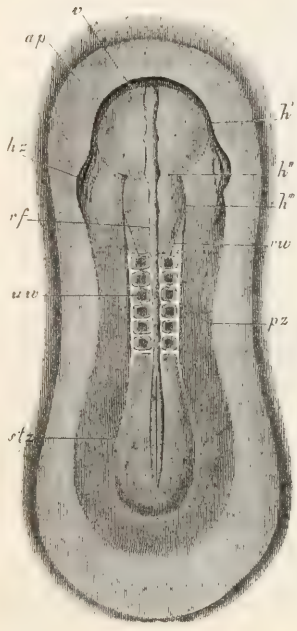


Fig. 304.

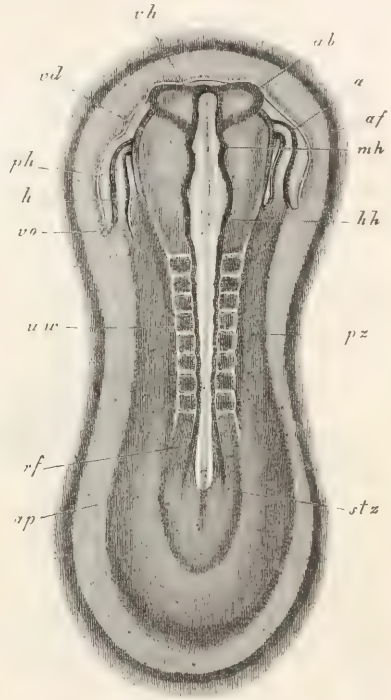


Fig. 305.

lich, in welcher der tiefere mittlere Theil der Rückenfurche bereits drei scharfe Ausbuchtungen besitzt, wie sie die Fig. 304 darstellt, und schwinden erst bei Embryonen, bei denen die Augenblasen sich anlegen

Fig. 304. Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen und 14 Stunden. Länge des Embryo frisch 4,2 mm, nach Erhärtung in Osmium 3,05 mm. Vergr. 22,7 mal. *Ap Area pellucida; v* vorderer Umschlagsrand am Kopfe, der eine kleine Vorderdarmhöhle begrenzt; *h'* Vorderhirn; *h''* Gegend des späteren Mittelhirns; *h'''* Anlage des Hinterhirns; *hz* Anlage des Herzens; *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwulste; *uw* Urwirbel; *pz* Parietalzone; *stz* Stammzone.

Fig. 305. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 24mal. *ap Area pellucida; af* vordere Aussenfalte; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *uw* Urwirbel; *hh* Hinterhirn; *mh* Mittelhirn; *vh* Vorderhirn; *ab* Anlage der Augenblasen; *h* Herzkammer; *vo Vena omphalo-mesenterica; a* Aortenende des Herzens; *ph* Parietalhöhle oder Halshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte.

Fig. 305. Wie bereits Bischoff von Hundeembryonen dargestellt hat (S. Fig. 104 d. 1. Aufl. . so finde auch ich um diese Zeit bei Kaninchen die Rückenfurche noch weit offen und daneben die drei primitiven Hirnblasen (*vh*, *mh*, *hh*) ganz deutlich. Ja noch mehr, es sind selbst die Augenblasen anfänglich an der oberen Seite ganz offen. Verhältnisse, die von denen des Hühnchens ganz und gar abweichen, indem hier die Entstehung der Hirnabtheilungen und das Hervorsprossen der Augenblasen ohne Ausnahme erst eintritt, nachdem das Hirnrohr sich geschlossen hat. Dieser Verschluss beginnt auch beim Säugethiere Fig. 170 und Menschen Fig. 227, etwas hinter dem vordersten Kopfende und schreitet wie beim Hühnchen von da nach beiden Seiten fort.

Querschnitte des sich entwickelnden Gehirns der Säugethiere erinnern an die des Hühnchens, nur macht sich auch an diesen der späte

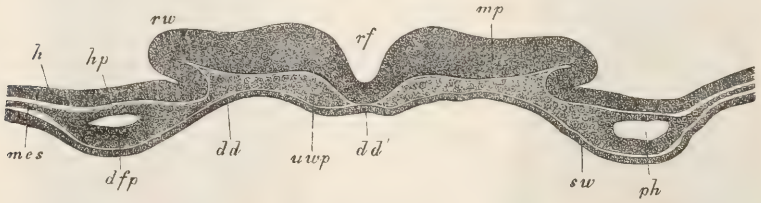


Fig. 306.

Verschluss der Rückenfurche geltend, indem dieselbe zu einer Zeit noch weit offen ist, wo das Herz in seinen beiden Hälften vollkommen angelegt ist (Fig. 306).

Krümmungen des Gehirns.

Das eben gebildete Gehirn liegt anfänglich mit allen seinen Theilen in Einer Ebene, in der zweiten Hälfte des zweiten Tages beginnt dasselbe jedoch beim Hühnchen zusammen mit dem Kopfe nach der Bauchseite sich zu krümmen. In dem Längsschnitte Fig. 85 erkennt man die erste leise Spur dieser Krümmungen, welche darauf beruht, dass das vorderste Ende des Hirns nach unten sich ausbuchtet und der Kopf etwas nach unten sich umbeugt. So wie die Kopfscheide des Amnion deutlicher wird, nimmt auch diese Krümmung zu und erkennt man dann in der Ansicht von oben das Vorderhirn nicht mehr (Fig. 76), wohl aber

Fig. 306. Querschnitt durch das vorderste Kopfende eines Kaninchens von 8 Tagen und 9 Stunden. Vergr. 111mal. *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *mp* Medullarplatte; *h* Hornblatt; *uwp* Urwirbelplatte des Kopfes; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte; *ph* Parietalhöhle; *mes* ungetheiltes Mesoderma jenseits der Höhle; *dd* Darmdrüsenblatt; *dd'* Chorda und Darmdrüsenblatt, scheinbar eine Verdickung des letzteren bildend; *sw* Schlundwulst, d. i. Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes.

kommt dasselbe von nun an mit den Augenblasen an der Bauchseite deutlich zum Vorschein (Fig. 307). Schneidet man einen solchen Embryo der Länge nach durch, so zeigen sich die Krümmungen von Gehirn und

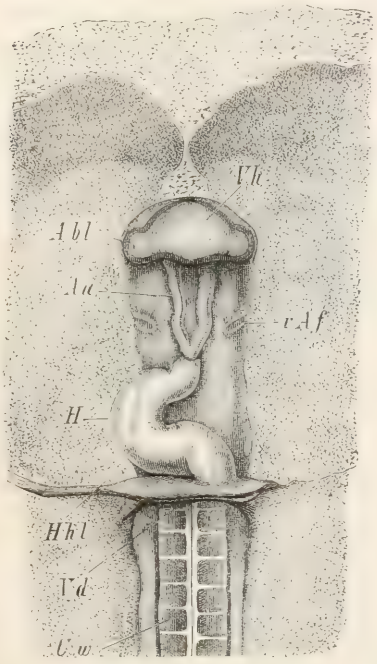


Fig. 307.

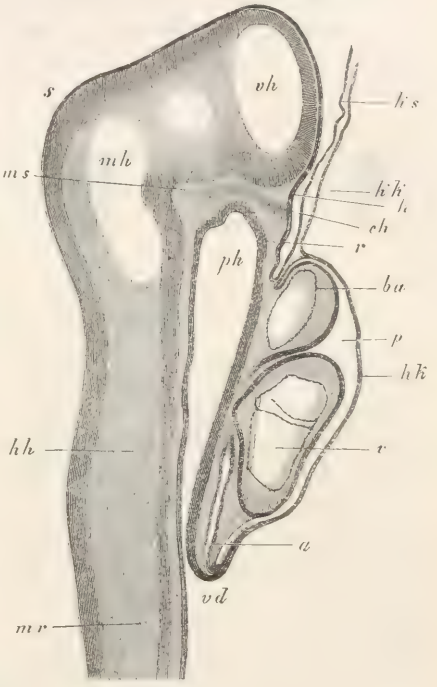


Fig. 308.

Kopf in der ausgezeichnetsten Weise (Fig. 308). Da die Kopfkrümmungen selbst schon früher geschildert wurden (§ 22 S. 252—256. Figg. 174—178), so haben wir uns hier nur an die Gehirnkrümmungen zu

Fig. 307. Vorderer Theil eines Hühnerembryo von 4,35 mm Länge von unten. *H* Herz; *Aa Arcus aortae*; *Hhl* Halshöhle; *Vd* vordere Darmpforte; *Uw* Urwirbel; *Abl* Augenblasen; *Vh* Vorderhirn; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte, welche Falte übrigens bis zur Mittellinie sich erstreckt.

Fig. 308. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. *ph* Schlund; *vd* vordere Darmpforte; *r* Rachenhaut; *p* Parietalhöhle; *hk* vordere Wand derselben Herzkappe, Remak), aus dem Entoderma und der Darmfaserplatte bestehend; *a* Vorhof; *v* Kammer; *ba Bulbus aortae*; *kk* Kopfkappe, aus dem Entoderma allein bestehend; *ks* Kopfscheide des Amnion, aus dem Ectoderma allein bestehend; *mr* Medullarrohr; *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *s* Scheitelhöcker; *ms* mittlerer Schädelbalken Rathke's; *ch* vorderstes Ende der Chorda, an das Ectoderma anstossend; *h* leichte Einbiegung des Ectoderma, aus welcher später die Hypophysis sich bildet. Vergr. 55mal.

halten und legen wir der folgenden Schilderung derselben auch ältere Embryonen, und zwar einen menschlichen Embryo des 2. Monates von 1.77 cm und den Embryo eines Schafes von 3.6 cm zu Grund.

Verfolgt man die Längsaxe des Gehirns solcher Embryonen oder noch besser den Verlauf der inneren Höhlung desselben oder des Hirn-

Fig. 309.

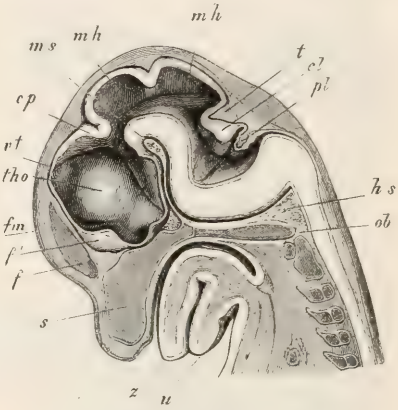


Fig. 310.

canales, so ergibt sich eine erste Krümmung am Uebergange des Rückenmarkes in die *Medulla oblongata*, die Nackenkrümmung des Gehirns, welche viel stärker ausgeprägt ist als die entsprechende Krümmung des Kopfes. Eine zweite noch beträchtlichere Biegung findet sich am Hinterhirne, da wo Hinterhirn und Nachhirn ineinander übergehen, und zwar genau in der Gegend, wo später die Varolsbrücke entsteht; ich heisse dieselbe die Brückenkrümmung. Der vordere Schenkel dieser Krümmung führt bis zum Mittelhirne, welches in

Nackenkrümmung des Gehirns.

Brückenkrümmung.

Fig. 309. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge (7. Woche). 1. Ansicht des Embryo von hinten mit blossgelegtem Hirn und Mark und den neben demselben gelegenen Spinalganglien. 2. Ansicht des Gehirns und obern Theiles des Rückenmarks von der Seite. 3. Ansicht des Gehirns von oben. *v* Vorderhirn; *z* Zwischenhirn; *m* Mittelhirn; *h* Hinterhirn; *n* Nachhirn; *z* vorderes unteres Ende des Zwischenhirns, wo später das *Tuber cinereum* liegt. Die rundliche Stelle davor ist der Sehnerv.

Fig. 310. Kopf eines Schafembryo von 3,6 cm Länge (Kopflänge 1,46 cm), sagittal in der Mitte durchschnitten, etwa 3mal vergr. *u* Unterkiefer; *z* Zunge; *s Septum narium*; *o Occipitale basilare*; *th Thalamus opticus*; *vt* Decke des *Ventriculus tertius*; *Cp Commissura posterior*; *mh* Mittelhirn durch eine Falte in zwei Theile getheilt; *ms* in der Fortsetzung dieser Linie der mittlere Schädelbalken; *hs* hinterer Schädelbalken; *f Falx cerebri*; *f'* Schlussplatte des Vorderhirns; *fm Foramen Monroi* in der Verlängerung der Linie dieses Buchstabens. Von diesem Loche zieht eine Rinne rückwärts und abwärts bis zum Sehnerven, der hohl ist; *t Tentorium cerebelli*; *cl Cerebellum*, *pl Plexus ventriculi quarti*.

dieser Zeit den erhabensten Theil des ganzen Gehirns darstellt Figg. 309, 310). Am Mittelhirne beginnt dann eine letzte oder die Scheitelkrümmung, indem Zwischenhirn und Vorderhirn wiederum nahezu unter einen rechten Winkel zum Mittelhirne und Hinterhirne gestellt und mit ihrer Längsaxe nach unten gerichtet sind. Diese Krümmungen des Gehirns entsprechen bis zu einem gewissen Grade den Biegungen, welche am Kopfe junger Embryonen sich finden, indem der Nackenhöcker und der Scheitelhöcker des Kopfes auch am centralen Nervensysteme und zum Theil noch deutlicher sich bemerklich machen: allein dieses hat noch eine Biegung, von welcher der Kopf nichts zeigt, und diese ist die mittlere Krümmung zwischen Hinterhirn und Mittelhirn oder die Brückenkrümmung. Scheitelkrümmung.

Es ist nicht leicht zu sagen, was die Ursache der Krümmungen des centralen Nervensystems ist. Meiner Ansicht zufolge erklärt sich ein Theil der Krümmungen, und zwar die Nackenkrümmung und die Scheitelkrümmung, wie dies Rathke zuerst richtig angegeben hat (No. 14. St. 25. 34, 35), aus dem in frühen Zeiten alle anderen Theile übertreffenden Längenwachsthume des centralen Nervensystems. Dass die Biegungen gerade an diesen zwei Stellen eintreten, erklärt Rathke aus dem Umstande, dass die Axe des Skelettes an der Grenze zwischen Wirbelsäule und Schädel und an der Schädelbasis da, wo die Chorda aufhört und wie ich hinzufügen möchte, die Hypophysis sich bildet, am nachgiebigsten ist. Wird nun auch in dieser Weise die Krümmung von Kopf und Hirn im Allgemeinen ganz gut erklärt, so genügt das Aufgestellte doch nicht, um die eigenthümliche Gestalt der letzteren im Einzelnen begreiflich zu machen. Wir finden nämlich, dass während die Schädelbasis und der Schädel selbst eigentlich nur Eine Krümmung machen, deren Mittelpunct im Scheitelhöcker und am Türkensattel liegt, eine Biegung, die Reichert als »Gesichtskopfbeuge« bezeichnet hat, das Gehirn zwei Krümmungen beschreibt, von denen die eine, die Brückenkrümmung, am Schädel vollkommen fehlt, und die andere, die Scheitelkrümmung, am Gehirne viel ausgeprägter ist als an der Schädelbasis, indem die Concavität derselben hoch über dem Türkensattel und der anfänglich sehr wenig ausgesprochenen Sattellehne steht. Es muss daher noch ein besonderes Moment bei der Gestaltung des Gehirns im Spiele sein, und dieses finde ich in dem Auftreten der Hirnhautfortsätze, von denen der eine von Rathke der mittlere und der andere von mir der hintere Schädelbalken genannt wurde. Von diesen sehr früh auftretenden Fortsätzen, deren genauere Beschreibung unten gegeben werden wird, setzt offenbar der vordere der einfachen Biegung des Hirnrohres nach der ventralen Seite ein Hinderniss und bewirkt eine viel stärkere Knickung desselben Ursachen der Krümmungen des Gehirns.

als sie der Schädel erleidet, während der hintere Balken durch Hebung des unteren Endes des Hinterhirns die rechtwinklige Knickung dieses Abschnittes vervollständigen hilft.

Anmerkung. Zur Erklärung der Hirnkrümmungen hat man noch andere Momente als die bezeichneten herbeigezogen, in welcher Beziehung ich auf die Arbeit von Mihalkovics verweise (S. 46 u. flgd.) und nur bemerke, dass die Annahme von His, dass der Widerstand der Amnionfalte bei der Bildung der Kopfbeuge mitwirke, Beachtung zu verdienen scheint. Doch könnte ich mich in keinem Falle entschliessen, denselben als erste Ursache zu bezeichnen, da die Kopfbeuge sich einleitet (Fig. 308), bevor die Amnionfalte da ist und auch bei den Wirbelthieren vorhanden ist, die eines Amnion ermangeln (Siehe Götte No. 23 S. 304 u. flgde). Uebrigens spielen, wenn irgendwo, mechanische Momente bei der Umgestaltung des primitiven Hirnrohres eine Rolle und finden die von His aufgestellten Gesichtspuncte hier einen fruchtbaren Boden.

§ 36.

Weitere Umbildungen der Hirnblasen, Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn.

Umgestaltungen der Hirnblasen im Allgemeinen.

Bevor wir in der Betrachtung der Hirnentwicklung weitergehen, wird es passend sein, vorerst im Allgemeinen anzugeben, welche Theile des ausgebildeten Gehirns aus jedem der im vorigen § beschriebenen fötalen Hirnabschnitte hervorgehen. Das secundäre Vorderhirn wird zum grossen Gehirne mit Inbegriff der *Corpora striata*, des *Corpus callosum* und des *Fornix*, wogegen aus dem Zwischenhirne die Sehhügel, die Theile am Boden des 3. Ventrikels (*Tractus opticus*, *Chiasma*, *Tuber cinereum*, *Infundibulum* und kleiner Lappen der Hypophysis, *Corpora mamillaria*), das Epithel der *Tela chorioidea superior*, die *Glandula pinealis* und die *Commissura posterior* sich entwickeln. Das Mittelhirn, anfangs ein grosser Abschnitt, tritt später ganz zurück und gestaltet sich zu nichts anderem als zu den Vierhügeln, während aus dem Hinterhirne die Varolsbrücke und das Cerebellum, und aus dem Nachhirne das verlängerte Mark entsteht.

Vorderhirn, Zwischenhirn.

Zu den einzelnen Hirntheilen übergehend, bespreche ich zuerst das Vorderhirn und Zwischenhirn. Wie wir früher sahen, wächst aus dem ursprünglichen Vorderhirne nach der Abschnürung der Augenblasen der vordere obere Theil zu einem besonderen Abschnitte hervor, welcher das eigentliche oder secundäre Vorderhirn heissen kann und den Rest dieser Blase oder das, was nun Zwischenhirn genannt wird, an Höhe und Breite erheblich übertrifft. Schon bei seinem ersten Auftreten

erscheint dieses secundäre Vorderhirn wie ein paariger seitlicher Auswuchs der ersten Hirnblase, indem derselbe gleich von Anfang an hinten durch eine Furche vom Reste der ersten Blase oder dem Zwischenhirne getrennt ist (Fig. 311, 312), und bald wird dieser Charakter noch

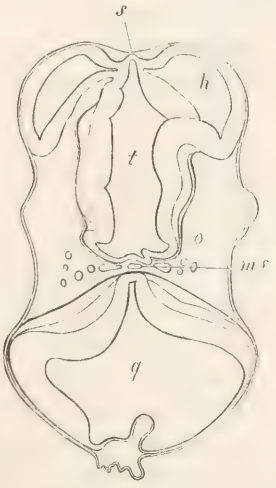


Fig. 311.

Fig. 312.

Fig. 313.

deutlicher dadurch, dass das Vorderhirn an seiner oberen und vorderen Mittellinie durch eine longitudinale Furche in zwei Hälften getheilt wird, während von Seiten der Schädelwand aus ein sagittal gestellter medianer Fortsatz, die primitive grosse Hirnsichel, sich entwickelt. Die

Fig. 311. Horizontalschnitt durch Vorderhirn und Hinterhirn eines 15 mm langen Schafembryo. Vergr. 15. *h* Hemisphären des Vorderhirns, von denen die eine die Verbindung mit dem mittleren Theile der ersten Hirnblase zeigt; *s* Schlussplatte des Vorderhirns leistenförmig vorragend; *t* Höhlung des Zwischenhirns (*Ventriculus III*); *m s* mittlerer Schädelbalken (Rathke) mit der *Arteria basilaris* und Venen; *q* *Ventriculus IV* und Hinterhirn, dessen Decke zufällig gefaltet ist.

Fig. 312. Horizontalschnitt durch das Vorderhirn und Zwischenhirn des Embryo der Fig. 311, zwei Schnitte tiefer. Vergr. 15. Buchstaben wie dort. *m* Gegend des späteren *Foramen Monroi*; *t'* mittlerer Theil des Vorderhirns; *th* *Thalamus opticus*; *o* Ausbuchtung, die tiefer zum Opticus führt.

Fig. 313. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge (7. Woche). 1. Ansicht des Embryo von hinten mit blossgelegtem Hirn und Mark und den neben demselben gelegenen Spinalganglien. 2. Ansicht des Gehirns und obern Theiles des Rückenmarkes von der Seite. 3. Ansicht des Gehirns von oben. *v* Vorderhirn; *z* Zwischenhirn; *m* Mittelhirn; *h* Hinterhirn; *n* Nachhirn; *z'* vorderes unteres Ende des Zwischenhirns, wo später das *Tuber cinereum* liegt. Die rundliche Stelle davor ist der Sehnerv.

so entstandenen paarigen Theile sind nichts anderes als die Grosshirnbläschen, welche durch rasches Wachsthum vor allem nach oben und hinten bald zu wichtigen Theilen des Hirnes sich umgestalten. Die Fig. 313 zeigt ein Gehirn aus diesem Stadium von einem menschlichen Embryo des 2. Monates und erkennt man bei 3 die zwei Hälften des Vorderhirns von oben, die nun schon Hemisphären heissen können, so wie den hinteren Theil des Zwischenhirns z, der von denselben unbedeckt ist. Bei 2 ersieht man, dass das Vorderhirn in der Seitenansicht wie in zwei Abschnitte zerfällt, einen oberen, von den Hemisphären gebildeten, und einen unteren, welcher mit den tieferen Theilen des Zwischenhirns unmittelbar zusammenhängt, welche letzteren bei z' als das eigentliche vordere Ende des Gehirns erscheinen.

Zur genaueren Erkenntniss der Verhältnisse dieser beiden Hirntheile ist es unumgänglich nöthig, auch Schnitte in verschiedenen Richtungen zu untersuchen. Sehr lehrreich sind Horizontalschnitte des Gehirns, wie die Figg. 311, 312 zwei solche von einem jungen Schafembryo wiedergeben. Der Schnitt 311 ging durch den obersten Theil der Hemisphärenblasen und zeigt die Eine derselben fast ganz vom Zwischenhirne getrennt, während die andere gerade an der Verbindungsstelle ihrer medianen Wand mit dem Zwischenhirne getroffen ist. In dem etwas tieferen Schnitte (Fig. 312) sind die Hemisphärenblasen (hh) paarige Bildungen, die durch je Eine grosse Oeffnung (m) das primitive *Foramen Monroi* in einen mittleren Theil des secundären Vorderhirns und durch diesen in die Höhle des Zwischenhirns (t) einmünden. Diesen mittleren Theil, der in den Figg. 311 und 312 zwar im Allgemeinen mit seiner vorderen Wand nach hinten eingebuchtet ist, aber doch mit seiner Mitte s nach vorn vorspringt, betrachtet Reichert (l. i. c. S. 13) als vordersten Theil des Zwischenhirns und beide zusammen als Stammbläschen der ersten Hirnblase, von welchem die Gehirnblasen sich abschnürten, während Mihalkovics denselben als Boden- oder Stammtheil des secundären Vorderhirns vom Zwischenhirne trennt, Auffassungen, welche nur verschiedene Ausdrücke für ein und dasselbe thatsächliche Verhältniss sind.

An Frontalschnitten erkennt man, dass die Hemisphärenblasen besonders einer Ausbuchtung der 1. Hirnblase nach oben ihren Ursprung verdanken, doch muss immerhin auch der ganze seitliche Theil des Bodens des secundären Vorderhirns zu denselben gezählt werden. (Siehe Mihalkovics Fig. 47 und unten Fig. 321.)

Sagittale Längsschnitte endlich ergeben, dass die Grosshirnblasen aus einer seitlichen Ausbuchtung nahezu des ganzen secundären Vorderhirns sich entwickeln (s. Mihalkovics Figg. 2 und 4). Immerhin erkennt

man schon früh, dass zwischen denselben und nach hinten zu ein Bodenstück sich befindet, das an ihrer Bildung keinen Antheil nimmt, wie ein solches auch in der Figur 313 zu erkennen ist. Und bei etwas älteren Embryonen ist dieses unpaare Stück noch deutlicher.

Die einmal gebildeten Hemisphärenblasen liegen nur kurze Zeit vor dem Zwischenhirne, und findet man beim Menschen, dass dieselben schon im zweiten Monate nach hinten und aussen sich verlängern und den vorderen Theil des Zwischenhirns oder der Sehhügel bedecken Fig. 313. Im dritten Monate ist der *Thalamus opticus* von dem mächtig heranwachsenden Grosshirne schon ganz überlagert, dagegen bleibt der Vierhügel oder das Mittelhirn längere Zeit frei (Figg. 314, 315, 316), wird jedoch im 5. Monate ebenfalls überragt, so jedoch, dass dasselbe in der Ansicht von hinten anfangs noch sichtbar ist und erst im 6. Monate ganz sich verbirgt, um

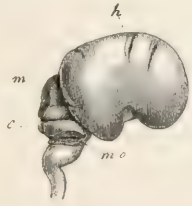


Fig. 314.

Fig. 315.

Fig. 316.

Fig. 314. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Grösse. *h* Hemisphäre des grossen Hirns, an der schon alle Lappen und breit und kurz auch die *Fossa Sylvii* deutlich ist. *m* Mittelhirn; *c Cerebellum*; *m o* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*, die als bogenförmige Leiste vom kleinen Hirn auf die *Medulla oblongata* übergeht.

Fig. 315. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirne und Marke. *h* Hemisphären des grossen Hirns; *m* Mittelhirn; *c* kleines Hirn. An der *Medulla oblongata* sieht man einen Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*.

Fig. 316. Gehirn und Mark eines vier Monate alten Embryo des Menschen in natürlicher Grösse. *h* Hemisphären des grossen Hirns; *v* Vierhügel; *c* kleines Gehirn, dessen scheinbar hinterste Windung nichts Anderes ist, als die *Membrana obturatoria ventriculi IV.*; *m o* verlängertes Mark.

welche Zeit das grosse Gehirn über das Cerebellum hinausreicht, und zwar mehr als dies später der Fall ist. Dieses gesammte Wachsthum der Hemisphärenblasen kann auch so ausgedrückt werden, dass man sagt, es entwickeln sich dieselben nach hinten und unten bogenförmig um den Sehhügel und Hirnstiel herum und bilden erst den Unterlappen und in zweiter Linie auch den Hinterlappen an. Mit diesem Ausspruche möchte ich jedoch nicht dahin mich äussern, dass diese Lappen aus der ursprünglichen Anlage des Vorderhirns ganz neu sich hervorbilden, vielmehr ist es wohl der Wahrheit entsprechender, mit Schmidt (l. i. c.) anzunehmen, dass schon bei der ersten Anlage alle Theile der Hemisphären gegeben seien und nur durch innere Massenzunahme nach und nach mit ihren einzelnen Theilen mehr hervortreten.

Innere Veränderungen der Hemisphären.

Indem ich die genauere Schilderung der Veränderungen der äusseren Fläche der Hemisphären für einen späteren § mir aufspare, wende ich mich zur schwierigen Darlegung der inneren, sie betreffenden Vorgänge. Unter diesen fallen in erster Linie die Verengerung der Höhle der Hemisphärenblase, die Bildung des Streifenhügels, des *Plexus chorioideus lateralis* und die Entwicklung der sogenannten grossen Hemisphärenspalte in die Augen und erscheint es am zweckmässigsten, behufs der Schilderung derselben von einem etwas vorgerückteren Stadium auszugehen.

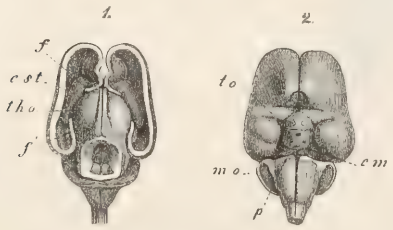


Fig. 317.

Oeffnet man bei einem Embryo von 3 Monaten die Hemisphären von oben durch einen horizontalen Schnitt (Fig. 317), so findet man im Inneren derselben eine grosse Höhle, die jedoch von einer röthlichen, gekräuselten, faltigen Masse nahezu ganz erfüllt wird, die nichts anderes ist als der unverhältnissmässig grosse *Plexus chorioideus lateralis*. Schneidet man denselben von der medialen Wand der Hemisphärenblase, von welcher er ausgeht, ab, so

Plexus chorioideus lateralis.

Fig. 317. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. 1. Von oben mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirne. *f* Vorderer Theil des abgeschnittenen Randbogens des grossen Hirns; *f'* hinterer Theil des Randbogens, der einen Vorsprung nach innen, das Ammonshorn, bedingt; *c st Corpus striatum*, davor eine stark nach innen vortretende Einbiegung der Hemisphärenwand die später vergeht; *th o Thalamus opticus*. 2. Dasselbe Gehirn von unten, *t o Tractus opticus* noch querstehend; *c m Corpora mamillaria*, eine einfache Masse bildend, *p Pons Varoli; m o* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*. Ausserdem sieht man noch das *Tuber cinereum* und die abgeschnittenen zwei *Nervi optici* und am Vorderlappen die beiden *Bulbi* und *Tractus olfactorii*.

findet man unter demselben eine längliche Erhabenheit, das *Corpus striatum*, welches nach aussen und vor dem Zwischenhirne oder Sehhügel befindlich tief unter demselben liegt und durch eine tiefe enge Spalte von ihm getrennt erscheint, in Wahrheit aber doch in seinen hinteren zwei Dritttheilen mit dem Thalamus verschmolzen ist. Eine noch engere, aber weniger tiefe Spalte scheidet den Streifenhügel auch von der äusseren Wand der Hemisphärenblase, die hier etwas dicker ist als an den benachbarten Stellen und sowohl nach aussen als nach innen leicht convex vorspringt. Die Gestalt anlangend, so ist der Streifenhügel schon jetzt vorn breit und hinten verschmälert, doch zeigt derselbe am ersteren Orte ganz vorn eine senkrechte Furche, durch welche der Kolben in zwei Lappen getheilt wird, von denen der laterale steilere gegen die Oeffnung des Riechkolbens (s. unten herabläuft, der andere gegen die vorderen unteren Theile des Sehhügels sich zurückbiegt und unter dem *Foramen Monroi* mit demselben verschmilzt. Die Hemisphärenblasen sind in diesem Stadium an der ganzen oberen Seite und vorn durch eine tiefe Spalte von einander geschieden und ganz ohne alle Verbindung, wogegen sie vorn und nach unten zu zwar durch eine Fortsetzung der eben erwähnten Spalte getrennt erscheinen, jedoch im Grunde der Spalte untereinander zusammenhängen. Diese Verbindungsplatte oder Schlussplatte ist eine weitere Entwickelung des ursprünglichen Mittelstückes zwischen beiden Hemisphärenblasen (Fig. 311 *s*), und läuft an der unteren Seite des Gehirns bis zur Gegend des Chiasma der Sehnerven. In der grossen Hirnspalte liegt die nun gut entwickelte primitive Sichel, welche jedoch um diese Zeit beim Mangel eines Balkens und des Gewölbes bis zur Oberfläche des Sehhügels reicht und zum Theil zwischen diesem und den Hemisphären zur Schädelbasis herabzieht, zum Theil in das Bindegewebe der *Tela chorioid a superior* und der seitlichen Adergeflechte sich fortsetzt, wie dies später bei Schilderung von Querschnitten genauer auseinandergesetzt werden wird. Noch bemerke ich, dass in dem hier als Ausgangspuncte gewählten Stadium die Höhle der Hemisphären zwischen dem vorderen Ende des Streifenhügels und der Schlussplatte beider Hemisphären durch eine spaltenförmige, ziemlich weite Oeffnung, das *Foramen Monroi*, mit dem 3. Ventrikel zwischen beiden Sehhügeln sich verbindet.

Corpus striatum.

Schlussplatte der Hemisphären oder des Vorderhirns.

Primitive Sichel.

Versuchen wir nun die eben geschilderten Verhältnisse aus den einfachen Anfängen der Figg. 311, 312 abzuleiten, so ist es am zweckmässigsten, eine Reihe von Schnitten früherer Zustände zu Grunde zu legen. Die Fig. 318 zeigt einen Horizontalschnitt der oberen Theile beider Hemisphären eines Kaninchenembryo über den Adergeflechten, von welchen letzteren jedoch der oberste Theil, obschon nicht angeschnitten, bei *pl*

sichtbar ist, und lässt die grosse Höhle *s v* im Innern der Hirnblasen erkennen, deren Wandungen an der lateralen Seite stärker sind als an der medialen, die dem *Thalamus opticus* zugewendet erscheint. An diesem (*th o*) erkennt man die dicken Seitentheile, den engen 3. Ventrikel und vorn eine dünne Decke oder Deckplatte *tho'*, aus der später das Epithel

Deckplatte des 3. Ventrikels.

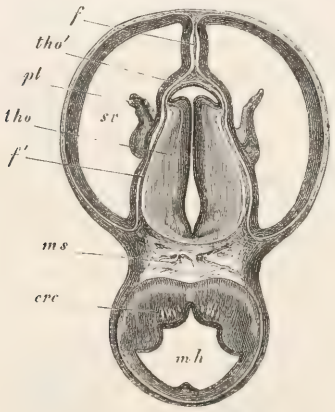


Fig. 318.

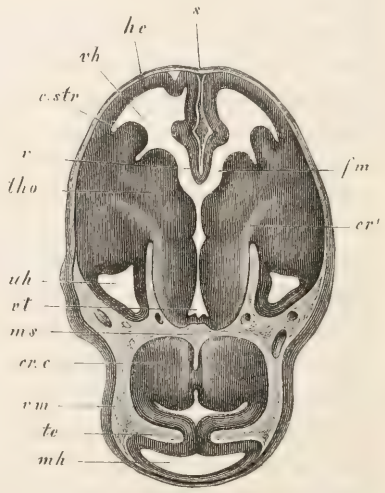


Fig. 319.

der *Tela chorioidea superior* und des *Plexus chorioideus Ventriculi tertii* sich gestaltet. Zwischen beiden Hemisphären dringt von vorn her die primitive Falx *f* ein, spaltet sich am Sehhügel in zwei Blätter *f'*, die rechts und links vom Thalamus zwischen ihm und den Hemisphären rückwärts laufen und mit den seitlichen Theilen des mittleren Schädelbalkens *m s* sich verbinden.

Ein zweiter tieferer, durch dasselbe Gehirn gelegter Schnitt (Fig. 319) zeigt in bemerkenswerther Weise abgeänderte Verhältnisse. Vorderhirn und Zwischenhirn bilden hier eine einzige zusammenhängende Masse

Fig. 318. Horizontalschnitt des Schädels und Gehirns eines Kaninchenembryo von 16 Tagen über dem Streifenhügel durch die seitlichen Ventrikel 10mal vergr. *m h* Mittelhirn; *m s* mittlerer Schädelbalken; *th o* Zwischenhirn oder *Thalamus opticus* mit dem 3. Ventrikel; *th o'* vordere Wand des *Thalamus opticus* oder Deckplatte desselben; *s v* Höhle der Hemisphären oder seitlicher Ventrikel; *p l Plexus chorioideus lateralis; f Falx cerebri primitiva* und *Pia*; *f'* Fortsetzung dieser Theile zwischen Sehhügel und Hemisphäre bis zum mittleren Schädelbalken; *cr c Crus cerebri.*

Fig. 319. Horizontalschnitt durch das Gehirn und den Schädel desselben Kaninchens wie Fig. 318 in der Gegend der *Corpora striata.* Vergr. fast 10mal. *h e* Hemisphäre des Gehirns; *vh* Vorderhorn; *v* Schlussplatte der Hemisphären; *fm Fora-*

und sieht man nicht nur den vorn zweigetheilten Streifenhügel (*c. str*) mit dem Thalamus (*tho*) in breiter Verbindung, sondern es strahlt auch bei *cr'* die Faserung des Hirnstieles aus dem einen dieser Ganglien in das andere aus, und ist die Verbindung des Streifenhügels mit der äusseren Wand der Hemisphäre zu erkennen. Ferner hängen die Hemisphären vorn durch die Schlussplatte *c* im Grunde der von der Sichel *s* ausgefüllten vorderen Spalte mit einander zusammen, wogegen hinten noch ein Rest der zwei Platten der Sichel sichtbar ist, die den Thalamus und die hinteren Theile der Grosshirnblasen scheiden. Die Höhlen anlangend, so ist der 3. Ventrikel (*vt*) vorn durch zwei *Foramina Monroi* (*f m*) mit der Höhle der Hemisphären verbunden, von denen hier nur bei *v h* der vorderste und bei *u h* der hinterste Theil sichtbar ist.

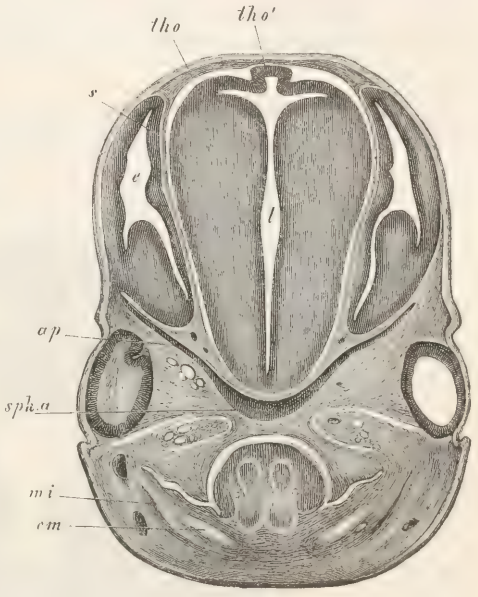


Fig. 320.

Von Frontalschnitten ist die Fig. 320 von einem etwas älteren Kaninchenembryo leicht verständlich, die von dem Theile des Gehirns stammt, in welchem das Zwischenhirn frei zu Tage liegt und die Hemisphärenblasen ganz von demselben abgeschnürt sind. Bemerkenswerth sind die zwei bindegewebigen Platten *s*, welche als Fortsetzung der Platten der

mina Monroi; c str Corpus striatum; tho Thalamus opticus; cr' Ausstrahlung des Hirnstieles in beide diese Theile; *v t Ventriculus III; u h* Unterhorn; *m s* mittlerer Schädelbalken; *cre* Hirnstiel; *v m Velum medullare superius; t c Tentorium cerebelli*, dahinter der hinterste Theil des Mittelhirns; *s* Primitive Sichel. Zur richtigen Auffassung dieses Schnittes vergleiche man die Sagittalschnitte Figg. 310, 324.

Fig. 320. Frontalschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo vom 16. Tage in der Gegend des Sehhügels und Augen. Vergr. ungefähr 10mal. *t Ventriculus III; c* hinterer Theil der Hemisphären mit dem *Ventriculus lateralis* und dem *Corpus striatum; s* Scheidewand der Pia, die Sehhügel und Hemisphären scheidet; *tho Thalamus opticus; tho'* Deckplatte des *Ventriculus III* mit der Anlage der Zirbel; *sph a Sphenoidale anterius; ap Alae parvae*, beide knorpelig; *cm Cartilago Meckelii, m i Max. inferior.* Zunge und Mundhöhle sind sichtbar.

Sichel, deren unpaarer Theil in dieser Gegend noch nicht entwickelt ist, von dem Schädeldache zur Schädelbasis sich erstrecken und Zwischenhirn und Hemisphären vollständig scheiden. In den Hemisphären liegt am Boden ein starker Vorsprung, der Streifenhügel, woraus ersichtlich wird, dass dieser Theil des Cerebrum auf keinen Fall bereits dem Hinterlappen entspricht, sondern zur mittleren Gegend desselben gerechnet werden muss. Die Sehhügel oder das Zwischenhirn sind in ihrer grössten Höhe und Dicke getroffen, und ist der *Ventriculus III* eine schmale Spalte mit Ausnahme seines oberen Theiles, wo die Decke sehr verdünnt ist und eine mittlere Ausbuchtung *tho'* besitzt, die Anlage der Zirbel.

Zirbel.

Die drei folgenden Frontalschnitte stammen aus den vorderen Gegenden des Vorderhirns. Fig. 321 gibt den vor den Hauptmassen des

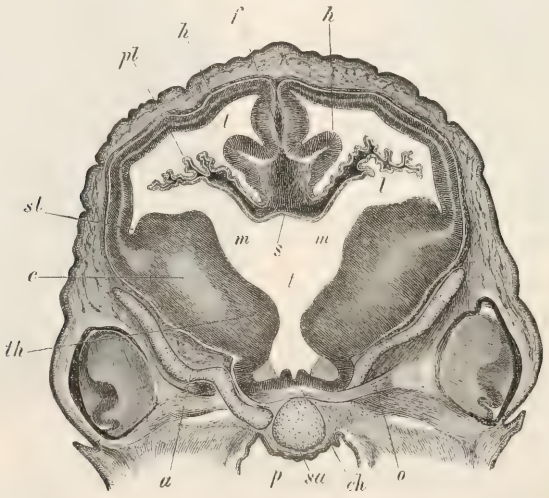


Fig. 321.

Zwischenhirns gelegenen Theil des Vorderhirns eines Schafembryo von 27 mm aus der Gegend des *Foramen Monroi*. Die grossen, mit einer Furche versehenen Kolben der Streifenhügel (*st*) bilden theils den

Fig. 321. Frontalschnitt durch das Gehirn eines Schafembryo von 2,7 cm Länge. Vergr. 10mal. *st Corpus striatum; m Foramina Monroi; t Ventriculus III; pl Plexus lateralis; l Ventriculus lateralis; s* Schlussplatte der Hemisphären, hier Verbindungsplatte der beiden *Plexus laterales* und Fortsetzung der Deckplatte des 3. Ventrikels; *f* Grosse Hirnspalte mit der primitiven Sichel; *th* tiefster vorderster Theil des *Thalamus opticus; ch* Chiasma; *o* Opticus; *c* Hirnstielfaserung; *h* Hemisphären mit einer in den Seitenventrikel vorspringenden Windung an ihrer medialen Wand; *p* Pharynx; *sa Sphenoidale anterius; a Ala parva.*

Boden des seitlichen Ventrikels (*l*), theils begrenzen sie gemeinschaftlich mit den vordersten Theilen der Sehhügel (*th*) den Mittelraum des eigentlichen Vorderhirns *m*, der nach unten zu in den vordersten, vor dem Chiasma gelegenen Theil des 3. Ventrikels (*t*) übergeht. Als Decke des Mittelraumes des Vorderhirns dient wie beim Erwachsenen der vorderste Theil der *Tela chorioidea superior* (*s*), die seitlich jederseits in den *Plexus chorioideus lateralis* übergeht. Die bindegewebigen Theile dieser zwei Gebilde sind Fortsetzungen der primitiven Sichel, welche nicht nur bei *f* in die grosse Längsspalte des Gehirns eintritt, sondern auch beim Mangel eines Balkens und Gewölbes bis auf die Vereinigungslamelle der beiden Hemisphären und ihren Uebergang in die Deckplatte des 3. Ventrikels (*s*) dringt und mit der letzteren zusammen die *Tela superior* erzeugt. Ein anderer Theil der Sichel dringt unterhalb einer eigenthümlichen Windung *h* (Ammonswindung, Mihalkovics) an der medialen Wand der Hemisphäre in den *Plexus lateralis* ein, dessen Zellenüberzug nichts anderes als eine Fortsetzung der Wand des Vorderhirns ist. Und zwar setzt sich die mediale Wand der Hemisphäre in die obere Begrenzung des *Plexus* fort, während die untere Zellenlage desselben in die Vereinigungslamelle beider Hemisphären übergeht. Diesem zufolge hat der ganze *Plexus* einen Ueberzug von der Medullarplatte und ist die Stelle, wo derselbe scheinbar in den Seitenventrikel eindringt keine Spalte der Hemisphäre, sondern nur eine Einbuchtung der medialen Wand derselben.

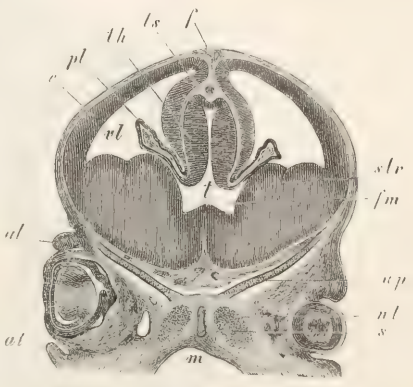


Fig. 322.

Aus der Gegend des Sehhügels jedoch noch im Bereiche des *Foramen Monroi* ist der einem Kaninchenembryo entnommene Schnitt

Fig. 322. Frontalschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von 16 Tagen in der Gegend der Augen, 10mal vergr. *t Ventriculus III*, vorderer Theil; *vl ventriculus lateralis; pl Plexus lateralis; fm Foramen Monroi; str Corpus striatum; th Thalamus opticus; f Falx cerebri primitiva; ts Tela chorioidea superior; c Cerebrum; ap Ala parva; s Sphenoidale anterius*, vorderer Theil (Gegend des *Rostrum*); *nl* Hinterster Theil des Ethmoidallabyrinthes oder des seitlichen Nasenknorpels; *al* Augenlider; *m* Pharynx.

Fig. 322, der den *Plexus lateralis* in noch einfacherer Form zeigt, wie Fig. 321, und im Uebrigen die Sichel und die Längsspalte auch an der unteren Seite des Vorderhirns erkennen lässt.

In der Fig. 323 endlich ist bei einem Schafembryo die Stelle gewählt, wo Sehhügel und Streifenhügel verschmolzen sind, und ist dieser Schnitt vortrefflich geeignet, erkennen zu lassen, wie die späteren Verhältnisse der *Plexus laterales* aus den primitiven hervorgehen. Man denke sich nämlich den tiefen breiten Theil der *Falx* durch den in der

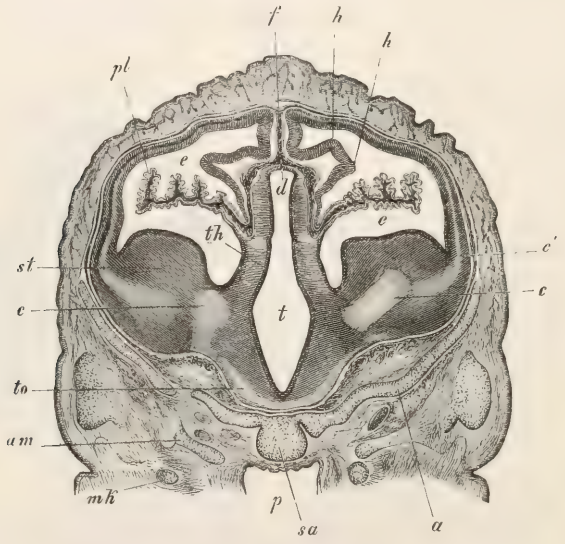


Fig. 323.

Gegend der Windung *h* aus der Hemisphärenwand hervorgewachsenen Balken und das aus dieser Wand selbst entstandene Gewölbe von dem oberen Theile, der zur bleibenden Sichel wird, getrennt, so stellt dieser untere Theil die *Tela chorioidea superior* dar, welche da, wo sie über

Fig. 323. Frontalschnitt durch das Gehirn des Schafembryo der Fig. 321, drei Schnitte weiter hinten. Seitlich sieht man noch eine Spur der Pigmentschicht des Auges. *Thalamus* und *Corpus striatum* sind in der Tiefe verschmolzen und begrenzt der unterste Theil der lateralen Oberfläche des *Thalamus* den *Ventriculus lateralis*, welche Gegend später zum lateralen Abschnitte der oberen Fläche des *Thalamus* wird oder zur Zone zwischen der *Stria cornea* und der Anheftungsstelle des *Plexus lateralis*. *to Tractus opticus; t Ventriculus III; d* Deckplatte derselben; *th Thalamus opticus; st Corpus striatum; c* Hirnstielfaserung; *c'* Ausstrahlung desselben in die laterale Wand der Hemisphären; *e* seitlicher Ventrikel mit dem *Plexus lateralis pl; h* in den *Ventriculus lateralis* vorspringende Windung; *f* Primitive Sichel; *am Ala magna; a Ala parva; sa Sphenoidale anterius; p* Pharynx; *mk* Meckel'scher Knorpel.

dem 3. Ventrikel liegt, die Deckplatte desselben als epithelähnlichen Ueberzug gewinnt und mit ihr zusammen auch den *Plexus Ventriculi III* bildet. Weiter seitwärts sitzt die Tela der oberen Fläche des Thalamus als Pia auf und zieht sich dann von dem Puncte an, wo der *Plexus lateralis* abgeht, in das Innere desselben hinein. Der Ueberzug dieses *Plexus* ist auch jetzt noch eine unmittelbare Fortsetzung der Wand der Hemisphäre, doch geht in diesem Stadium nur noch an der oberen Seite die ganze Wand auf den *Plexus* über, während an der unteren Seite nur das bereits deutliche Ependyma des Bodens des *Ventriculus lateralis* und der unteren Seitenhälfte des Thalamus es ist, welches diese Rolle übernimmt. *Tela chorioidea superior* und *Plexus lateralis* hängen somit wohl unmittelbar zusammen, doch sind die von der Medullarplatte herrührenden Belege beider an dieser Stelle ganz und gar getrennt und nur im Bereiche des *Foramen Monroi* in Verbindung, wie ein Blick auf die Figg. 321 und 322 darthut.

Fassen wir nun nach Darlegung der besprochenen zahlreichen Schnitte die wesentlichsten Veränderungen ins Auge, welche das secundäre Vorderhirn nach seiner ersten Bildung erleidet, so sind es folgende.

Einmal entwickelt das secundäre Vorderhirn schon früh auf jeder Seite einen selbständigen hohlen Fortsatz, der neben und über dem Zwischenhirne nach hinten und unten wuchert und niemals mit dem der anderen Seite in directe Verbindung gelangt. Während dies geschieht, trennt sich der vordere Abschnitt des Vorderhirns durch eine longitudinale, von der primitiven Sichel eingenommene Spalte immer schärfer in zwei Hälften, welche jedoch im Grunde der Spalte durch eine mittlere Schluss- oder Verbindungsplatte vereinigt bleiben, welche vor dem Thalamus beginnt und bis zum Boden des 3. Ventrikels herabläuft (Fig. 310).

Ein zweiter erwähnenswerther Vorgang ist die Verdickung der Wandungen der Hemisphärenblasen, welche am Boden derselben beginnt und zur Entwicklung des bald mächtig werdenden Streifenhügels führt. Ausserdem tritt auch schon in früher Zeit, vom *C. striatum* ausgehend, eine langsame Verdickung der lateralen Wand der Grosshirnblase auf.

Mit der Entwicklung des Grosshirnganglion geht drittens auch eine Verschmelzung desselben mit dem Sehhügel Hand in Hand. Während anfangs die Hemisphärenblase nur mit dem vordersten Theile des hinter ihr liegenden Abschnittes in Verbindung ist (Fig. 313), vereinen sich später die Bodentheile derselben nach hinten fortschreitend immer mehr mit dem Zwischenhirne (Fig. 319) bis am Ende beide Ganglien mit den einander zugewendeten Theilen ganz verschmolzen sind (Fig. 317. 321, 323).

Die Verengerung der ursprünglich so weiten Höhle der Gross-

hirnblasen hängt in erster Linie ab von den Verdickungen ihrer Wände bei der Bildung der Streifenhügel, doch sind ausserdem auch noch von Einfluss die Bildung einer Falte an der medialen Wand (Fig. 323*h*) und die Entwicklung der Schlussplatte nach hinten, die mit dem Wachsthume der Sichel in Zusammenhang steht. Durch den letztgenannten Vorgang wird vor Allem auch das Monro'sche Loch immer enger (S. die Figg. 312, 319), an dessen Verkleinerung möglicherweise auch ein Wachsthum der Hirnganglien nach vorn seinen Antheil hat. Das in Verengerung begriffene Foramen ist eine von vorn und oben nach unten und hinten gekrümmte Spalte, wie sie die Figg. 310 und 324 zeigen. Endlich trägt indirect zur Verengerung der Höhlen auch die früh erfolgende Bildung der Adergeflechte bei, welche durch eine Einstülpung der medialen Wand der Hemisphärenblase unter gleichzeitiger Bildung gefässreicher Fortsätze der primitiven Sichel entstehen. Diese Einstülpung bildet sich in einer Linie, die vom *Foramen Monroi* aus längs der oberen Theile der Seitenfläche des Thalamus rückwärts zieht und in der Höhe der Cauda des Streifenhügels endet. In dieser Gegend ist die Hemisphärenblase nicht gespalten oder offen, wohl aber verdünnt sich im ganzen Bereiche des Plexus die Medullarplatte und gestaltet sich schliesslich zum Ependyma desselben.

In den bisherigen Betrachtungen geschah des Zwischenhirns mehr nur gelegentlich Erwähnung, nun ist aber dieser Hirntheil genauer in seinen Einzelheiten zu schildern.

Zwischenhirn.

Anfänglich eine dünnwandige Blase, wie die übrigen Abtheilungen des Gehirns, verdickt sich das Zwischenhirn bald in seinen Seitentheilen und lässt sich dann mit Reichert passend in einen Sehhügel- und einen Trichtertheil sondern. Der Sehhügeltheil nimmt die oberen und vorderen Seitentheile ein und gewinnt rasch eine sehr erhebliche Dicke (Fig. 318, 320), so dass die ursprüngliche breite Höhle dieses Hirnabschnittes (Figg. 311, 312) zu einer engen senkrechten Spalte, dem 3. Ventrikel, sich gestaltet. Den Umfang dieser Verdickung und somit auch die Gestalt des eben entstandenen Sehhügels, dem dieselbe entspricht, ersieht man am besten aus Längsschnitten, wie die Figg. 310 und 324 sie darstellen, und ergeben dieselben, dass die Sehhügelregion die vorderen und oberen Theile des Zwischenhirns einnimmt und durch eine Furche, den *Sulcus Monroi* Reichert, von der Trichterregion des Zwischenhirns geschieden ist. In den angegebenen Figuren hat die Innenfläche des Sehhügels eine rundliche, viereckige Gestalt. Zwei von seinen Rändern sind gegen die Trichterregion gewendet, und zwar der hintere und der untere, so dass die Trichterregion gewissermassen den Thalamus bogenförmig umkreist und selbst in zwei Abschnitte zerfällt,

Sehhügeltheil des Zwischenhirns.

einen hinteren und einen unteren. Von den andern zwei Rändern geht der obere zum Theil unmittelbar, zum Theil mit einer Umbiegung in die dünne Deckplatte des 3. Ventrikels über, während der vordere durch das *Foramen Monroi*, das auch noch bis gegen den unteren Rand verläuft, begrenzt wird.

Nach oben wird der 3. Ventrikel durch eine Deckplatte geschlossen, deren Verhältnisse aus den Figg. 310, 318, 320, 322, 323 hinreichend deutlich werden. Diese Deckplatte beginnt als unmittelbare Fortsetzung der Decke des Vierhügels und zeigt hier bald eine Verdickung, die nach und nach die Form eines kleinen Umschlages annimmt (Fig. 310) und die erste Spur der hinteren Commissur darstellt. Etwas vor dieser Stelle erscheint bei etwas vorgerückteren Embryonen eine kleine, nach hinten gerichtete Ausbuchtung, die erste Spur der Zirbel, *Glandula pinealis*, von der weiter unten noch die Rede sein wird. In dieser ganzen Gegend und noch etwas weiter nach vorn ist der Sehhügel durch eine tiefe Längsfurche von der Deckplatte geschieden (Figg. 320, 324, 310), so dass über dem dritten Ventrikel wie eine besondere Nebenhöhle entsteht und der Sehhügel eine freie obere Fläche gewinnt, die derjenigen entspricht, die auch beim Erwachsenen an der medialen Seite der Anheftungsstelle der *Tela chorioidea superior* gelegen ist.

Deckplatte des 3. Ventrikels.

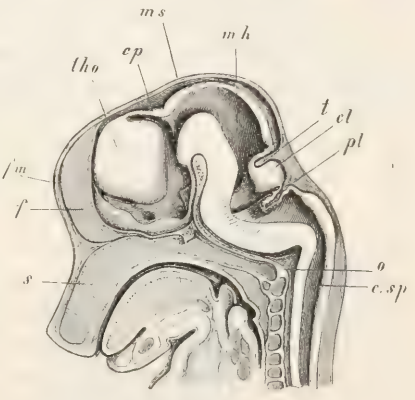


Fig. 324.

Commissura posterior.

Zirbel.

Weiter nach vorn wird die Deckplatte des 3. Ventrikels immer schmäler (Figg. 322, 323), um jedoch, dicht über dem Monro'schen Loche, wiederum sich zu verbreitern (Fig. 318) und dann unmittelbar in die

Fig. 324. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal. *s Septum narium; o Occipitale basilare; csp Canalis medullae spinalis; pl Plexus chorioideus Ventriculi IV; cl* Kleinhirn; *t Tentorium cerebelli; mh* Mittelhirn; *ms* in der Verlängerung dieser Buchstaben der mittlere Schädelbalken; *cp Commissura posterior; tho Thalamus opticus; fm* spaltenförmiges *Foramen Monroi* in der Verlängerung der Linie dieser Buchstaben; *f* Sichel, dahinter die Schlussplatte der Hemisphären in den Boden des 3. Ventrikels übergehend, an dem seitlich vorn der hohle Opticus und hinten über der Hypophysis das Infundibulum sichtbar sind. Ueber dem hinteren Ende des *Occipitale basilare* befindet sich der hintere Schädelbalken.

Schlussplatte oder Vereinigungsplatte der Hemisphären sich fortzusetzen (Figg. 321, 319 *v*). Diesen Uebergang stellt die Fig. 310 am klarsten dar, indem hier die Deckplatte des 3. Ventrikels *cp* und *vt* längs des Randes der Sichel *f* in ihrer Fortsetzung in die Schlussplatte der Hemisphären *f'* in ihrer ganzen Ausdehnung dargestellt ist.

Trichterregion des Zwischenhirns.

Die Trichterregion des Zwischenhirns zerfällt, wie wir schon sahen, in einen hinteren und einen unteren Abschnitt. Der erstere geht aus dem Boden des Mittelhirns hervor, woselbst in Fig. 324 eine deutliche quere Falte wahrzunehmen ist, und steigt an der vorderen Seite des mittleren Schädelbalkens bei jungen Embryonen (Fig. 324) ganz steil herab bis zum Infundibulum und zur Gegend des Sattels. Hier biegt die Trichterregion wie unter rechtem Winkel um, zeigt bald darauf seitlich eine Oeffnung, den Anfang des *Nervus opticus*, und endet vor dieser Stelle blind durch die *Lamina terminalis* geschlossen, welche, in der Fig. 310 unter dem Buchstaben *f'* gelegen, als das Ende der Schlussplatte der Hemisphären angesehen werden kann. Anlangend die Beschaffenheit der Wandungen der Trichterregion, so ist der Boden derselben nur hinten vor der Spitze des mittleren Schädelbalkens dick, welche Gegend noch an der Bildung der Hirnstiele sich betheiligt, weiter vorn dagegen ist die Trichterregion unten nur durch eine dünne Lamelle geschlossen, die die Grundplatte heissen kann und in früher Zeit ohne weitere Differenzirungen zu zeigen, in die *Lamina terminalis* übergeht. Bald jedoch entwickelt sich in ihr in der Gegend zwischen beiden Sehnerven Sehnervenplatte (Mihalkovics) das Chiasma und ein Theil des *Tractus opticus*, ferner am Infundibulum eine stärkere Hervorwölbung, das *Tuber cinereum*, und hinter diesem eine unpaare Wucherung, die Anlage der *Corpora mamillaria* (Fig. 317) während zugleich die dicke Hirnstielanlage seitlich etwas mehr vortritt und paarig wird, von welchem Zeitpuncte an der Boden der Trichterregion nicht mehr weit von den bleibenden Verhältnissen verschieden ist.

Lamina terminalis.

Grundplatte der Trichterregion.

Chiasma.

Tuber cinereum. Corpora mamillaria.

Die Seitentheile der Trichterregion und die Form der Höhlung derselben anlangend, so geben die Figg. 318, 319, 320, 321, 323, 324 hinreichende Aufschlüsse und bemerke ich daher nur erstens, dass die Seitentheile dicker sind als der Boden, und unmerklich in den dicken Thalamus übergehen, und zweitens, dass die Trichterhöhle in gewissen Gegenden vier seitliche Ausbuchtungen oder Nebenhöhlen hat. Abgesehen von der in den hohlen Opticus führenden Bucht, finden sich sowohl am hinteren als am unteren Theile der Trichterregion solche Ausbuchtungen, von denen die Figg. 311, 312, 319 die ersteren, und die Fig. 321 die unteren Aussackungen darstellt.

Die untere Trichterregion ist das eigentliche Ende des primitiven

Gehirns oder des ursprünglichen Vorderhirns, und betrachte ich an ihr als den vordersten Theil nicht die Gegend des Trichters, sondern die der Sehnervenursprünge sammt der vor diesen gelegenen *Lamina terminalis*, weil am primitiven Gehirne die hohlen Sehnerven oder die Abgangsstellen der primitiven Augenblasen die allervordersten Theile einnehmen.

Es erübrigt nun noch von dem Hirnanhange und der Zirbel im Einzelnen zu handeln.

Der Hirnanhang, *Hypophysis cerebri*, ist ein Gebilde, das nur in seinem hinteren kleineren Lappen dem centralen Nervensysteme angehört, während der grössere vordere Abschnitt desselben von der primitiven Mundhöhle aus sich entwickelt, und zwar von dem Theile her, der ursprünglich vor der Rachenhaut liegt und die primitive, vom äusseren Keimblatte ausgekleidete Mundbucht darstellt (S. 302, Fig. 222). Von diesem Keimblatte oder dem Ectoderma aus bildet sich sehr früh eine durch die primitive häutige Schädelbasis dringende Aussackung, die Hypophysentasche oder das Hypophysensäckchen, welche später im Zusammenhange mit der Entwicklung der knorpeligen Schädelbasis von der oberen Schlundwand sich abschnürt und in die Schädelhöhle zu liegen kommt, wo sie dann weiter in ein zusammengesetztes drüsenartiges Organ sich umbildet. Umgekehrt entwickelt sich der hintere Lappen der *Glandula pituitaria* aus einem hohlen Fortsatze der Trichterregion des Zwischenhirns, welcher primitive Trichter (*Processus infundibuli*) später an seinem unteren Ende solid wird und zu indifferentem Gewebe sich gestaltet und nur im bleibenden Infundibulum hohl und nervös sich erhält.

Hypophysis cerebri.

Fig. 325.

Processus infundibuli.

Die Hypophysentasche tritt beim Hühnerembryo am 4. Tage auf (Fig. 325) und liegt dicht am mittleren Schädelbalken zwischen

Hypophysentasche.

Fig. 325. Sagittalschnitt durch den mittleren Schädelbalken eines Hühnchens von 4 Tagen. vergr. 43mal. *h* Hypophysentasche; *ch* Chorda von der Schädelbasis aus in den mittleren Balken *ms* eintretend und bei *ch'* endend; *mp* Wand des Medullarrohres.

ihm und der Basis des Zwischenhirns, so jedoch, dass sie ringsherum von einer dünnen Lage von Elementen des mittleren Keimblattes umgeben ist, welche der jetzt noch nicht gesonderten Schädelbasis und Schlundwand angehören. Die am 4. Tage 0,4—0,6 mm, am 5. Tage 0,68—0,85 mm lange Tasche beginnt an der Decke des Schlundes mit einer weiten rundlichen trichterartigen Mündung und verschmälert sich bald zu einem in sagittaler Richtung plattgedrückten Säckchen, welches ebenso wie sein Eingang von dem cylindrischen Epithel der primitiven Mundhöhle und des Schlundes ausgekleidet ist.

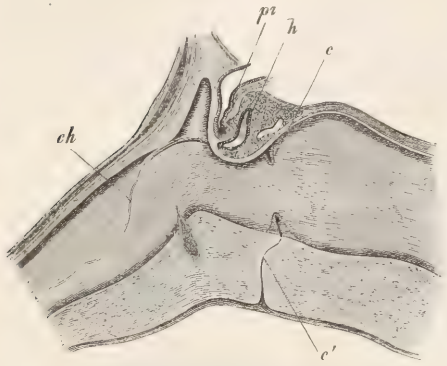


Fig. 326.

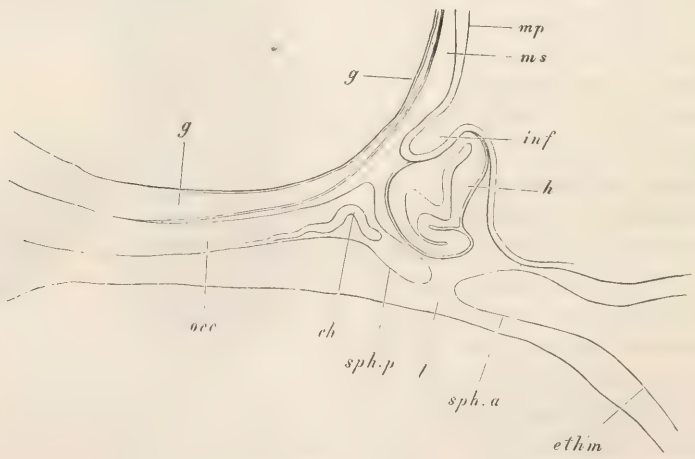


Fig. 327.

Fig. 326. Mitte der Schädelbasis eines Schafes von 3,5 cm, sagittal durchschnitten, Vergr. 16. *pi Processus infundibuli* des Gehirns; *h* Hypophysis; *c, c'* Reste des Ganges oder Stieles der Hypophysis in der korpeligen Schädelbasis und in der weichen Pharynxwand; *ch* Chorda mit Anschwellung in der Sattellehne.

Fig. 327. Sagittalschnitt durch einen Theil der Schädelbasis eines 16 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30. *occ Occipitale basilare; sph. p Sphenoidale posterius*, mit Sattellehne; *sph. a Sphenoidale anterius; eth m Lam. perpendicularis* des Ethmoidalknorpels; *ch* Chordaende; *l* Lücke in der knorpeligen Schädelbasis, in der kein Stiel der Hypophysis gefunden wurde; *h Hypophysis; inf Processus infundibuli; mp* Medullarplatte an der vorderen Seite des mittleren Schädelbalkens *ms*; *gg* Gallertiges Bindegewebe, in dem die *Arteria basilaris* und ihre Aeste verlaufen.

Beim Kaninchen findet sich die erste leise Spur der Hypophysentasche bei Embryonen von 9 Tagen und 2 Stunden (Fig. 218) zu einer Zeit, wo die Rachenhaut noch nicht durchgerissen ist, in Gestalt einer kleinen Einbiegung *h*, unmittelbar vor der Stelle, wo das Chordaende an das Ectoderma des Vorderkopfes heranreicht. Am 10. Tage ist die Tasche bereits ganz gut ausgebildet und erkennt man ihre Mündung von der Mundöffnung aus als eine länglich runde Oeffnung (Fig. 180) und ergeben Sagittalschnitte, dass die Tasche dieselbe Lage hat, wie beim Hühnchen, jedoch vorläufig nicht mehr als 0,19 mm Länge besitzt. Zwischen dem 10. und dem 16. Tage schnürt sich beim Kaninchen die Tasche allmälig vom Schlunde ab, indem ihr unteres Ende zu einem stielförmigen Gebilde sich verengt (Fig. 326 vom Schafe), wie Mihalkovics dies zuerst genau verfolgt hat (l. i. c. Figg. 55, 56), so dass am 16. Tage die Verhältnisse die sind, welche die Figur 327 wiedergibt. Um diese Zeit ist die Schädelbasis bereits knorpelig, enthält jedoch in der Gegend des Türkensattels eine nur von weichem Gewebe ausgefüllte Lücke, in welcher früher der abgeschnürte verengerte Stiel der Hypophysentasche enthalten war, welche Lücke später auch noch durch Knorpelmasse sich schliesst. Die Hypophysenblase selbst ist in diesem Stadium auch nicht mehr in der ursprünglichen Form eines abgeplatteten einfachen Säckchens vorhanden, obschon sie auf dem Querschnitte noch so erscheint (Fig. 328), vielmehr zeigt sie jetzt im Sagittalschnitte

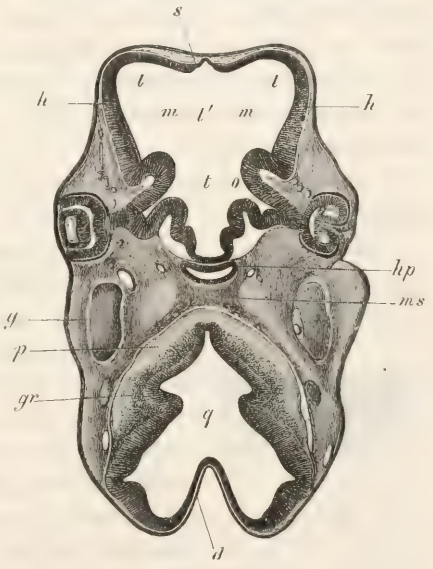


Fig. 328.

Fig. 328. Horizontalschnitt durch den Kopf eines Schafembryo von 15 mm Länge in der Gegend der Augen. Vergr. 15. *t Ventriculus III* tiefer hinterer Theil; *t'* desselben vorderer Abschnitt oder Mitte des eigentlichen Vorderhirns; *m* Gegend der späteren *Foramina Monroi*; *l Ventriculus lateralis* die noch dünnwandigen Hemisphären *h* ganz erfüllend; *s* Schlussplatte der Hemisphären; *o* hohler Opticus; *hp* hohle einfache Hypophysis; *ms* mittlerer Schädelbalken; *q Ventriculus IV*; *d* dünne Decke desselben; *p* Pyramidenfaserung? *gr* Ganglienzellenmassen am Boden des *Ventriculus IV*; *g Ganglion Gasseri.*

eine besondere Sförmige Biegung, welche genauer bezeichnet als eine Umbiegung des unteren Endes nach vorn bezeichnet werden kann.

Hinterer Lappen des Hirnanhanges.

Während so die Hypophysentasche sich entwickelt, kommt etwas später auch der sogenannte hintere Lappen des Hirnanhanges in seinen ersten Spuren zur Erscheinung, indem die Trichterregion über der Tasche von ihrem Boden aus einen hohlen Fortsatz treibt, der an der hinteren Seite der Tasche und dicht am mittleren Schädelbalken gegen den Türkensattel herabwächst. Bei einem Kaninchen von 12 mm fand Mihalkovics (l. i. c. Fig. 54) die erste Spur dieser Bildung und ich bei Embryonen von 10 Tagen, wogegen bei Embryonen von 16 Tagen (Fig. 170) dieser Trichterfortsatz, *Processus infundibuli* (W. Müller) oder primitive Trichter bereits 0,29 mm lang war und bis zur Mitte der 0,57 mm langen Hypophysenblase herabreichte. Dem Baue nach besteht diese Ausstülpung des Bodens des 3. Ventrikels ursprünglich aus denselben Elementen, die auch die primitive Hirnwand zusammensetzen (s. unten).

Die weitere Entwicklung der zwei Elemente der Hypophyse ist folgende.

Weitere Entwicklung der Hypophysenblase.

Die Hypophysenblase krümmt sich sehr bald so, dass sie an der hinteren oberen Seite, da wo der primitive Trichter ihr anliegt, eine Rinne erhält und somit an horizontalen und schiefen Frontalschnitten halbmondförmig erscheint, doch findet man bei gewissen Geschöpfen die Seitentheile der Blase wieder nach vorn gewendet, wie beim Schweine (Fig. 329). In weiterer Entwicklung treibt bei Säugethieren die vordere Wand der Blase hohle Sprossen, welche bald sich verästeln, während zugleich das umliegende Gewebe reich an Gefässen wird und alle Lücken zwischen den Sprossen von solchen eingenommen werden. Während nun diese Sprossen sich fortwährend vermehren, werden zugleich auch ihre Enden durch die wuchernde Gefässlage abgeschnürt, was jedoch ihrem Wachsthume kein Ziel setzt; vielmehr geht, so lange die Hypophyse noch nicht fertig ist, diese Sprossenbildung und die Abschnürung der Sprossen ununterbrochen fort, wobei jedoch das Beachtung verdient, einmal dass Reste des ursprünglichen Hohlraumes sehr lange, vielleicht zeitlebens sich erhalten und zweitens, dass die anfänglich als hohle Sprossen auftretenden und als solche wuchernden und sich verästelnden Gebilde später an ihren Enden solid

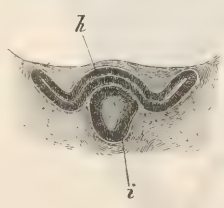


Fig. 329.

Fig. 329. Hypophysis *h* und *Processus infundibuli i* von einem Schweineembryo von 18 mm horizontal durchschnitten. Vergr. 30,3.

werden und auch in diesem Zustande weiter wachsen. Dagegen habe ich von einem gleich von Anfang an auftretenden soliden Fortsatze beim Kaninchen, wie Mihalkovics ihn zeichnet (l. i. c. Fig. 56 p. 25) nichts gesehen (Fig. 170). Für weitere Einzelheiten über die späteren Entwicklungsstadien der Hypophysenblase verweise ich auf die sorgfältigen Arbeiten von W. Müller und Mihalkovics und bemerke nur, dass beim Menschen Reste des Hohlraumes der Hypophysenblase nicht nur bei Neugeborenen, sondern selbst bei Erwachsenen im hinteren Theile des grossen Hypophysenlappens zu finden und selbst von Auge wahrzunehmen sind.

Beim Hühnchen entwickelt sich die Hypophysentasche wesentlich ebenso wie bei Säugern, nur treibt dieselbe an ihrem oberen Ende an beiden Flächen Sprossen. (S. W. Müller und Mihalkovics ll. cc.)

Weitere Umbildungen des primitiven Trichters.

Der primitive Trichter oder der Trichterfortsatz wächst mit der Hypophysentasche weiter, erleidet aber ganz andere Umwandlungen als diese. Derselbe wird nämlich nach und nach an seinem unteren Ende knopfförmig verdickt (Fig. 326 und zugleich schwindet hier die ursprünglich weite Höhlung. Mit dieser äusseren Umwandlung geht auch eine histologische Hand in Hand. Ursprünglich hat die Wandung des Trichterfortsatzes genau denselben Bau, wie die Medullarplatte des Gehirns überhaupt, ja es entwickeln sich sogar, was noch Niemand gesehen zu haben scheint und wie ich bei Embryonen des Schweines von 3 cm Länge finde, starke longitudinale Züge von Nervenfasern vom Boden des Zwischenhirns in dieselbe hinein; doch erhält sich dieser Bau nicht länger und findet man, dass später die Elemente des Trichterfortsatzes zum Theil zu Grunde gehen, zum Theil zu indifferenten Zellen sich gestalten, während zugleich reichliche Blutgefässe und Bindesubstanz in denselben hineinwuchern. Zu gleicher Zeit verdickt sich der unterste Theil des Fortsatzes knopfförmig, während sein Anfangstheil zu einem schmaleren Stiele sich gestaltet und schwindet auch in dem ersteren Abschnitte die ursprüngliche Höhle nach und nach, so dass dann dieser Theil, der der umgewandelten Hypophysentasche dicht anliegt, von nun an als kleiner Lappen des Hirnanhanges bezeichnet werden kann. Von der erwähnten knopfförmigen Verdickung sah ich die ersten Andeutungen bei Schafembryonen von 3,5 cm (Fig. 326) und bei Schweineembryonen von 3,2 cm (Breite des Stieles des Trichterfortsatzes 0,095 mm, des verdickten Endes 0,15 mm), wogegen W. Müller beim Schafe dieselbe erst bei Embryonen von 12 cm fand und bei solchen von 7 cm noch nicht erwähnt, und konnte auch feststellen, dass dieselbe anfangs einseitig an der vorderen Wand auftritt.

Zirbel.

In Betreff der Entstehung eines zweiten Anhanges des Zwischen-

Zirbel von Säugern.

hirns, der Zirbel (*Conarium, Glandula pinealis*) verdanken wir die ersten genaueren Angaben Lieberkühn und Mihalkovics (ll. ii. cc.). Nach dem letzten Autor zeigt sich die erste Spur der Zirbel beim Kaninchen bei Embryonen von 1,5—1,6 cm. Länge in Gestalt einer 0,15 mm langen Ausstülpung der Decke des Zwischenhirns, eine Angabe, die ich für

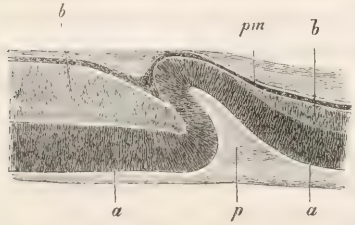


Fig. 330.

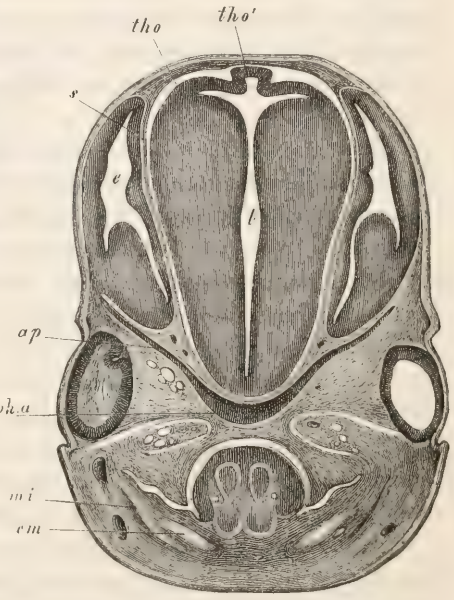


Fig. 331.

Embryonen des Kaninchens und Schafes bestätigen kann. Bei Schafembryonen von 3,5 cm Länge erschien die Zirbel in der Weise, wie die Fig. 330 es darstellt, als eine 0,13 mm lange Ausbuchtung der Decke des Zwischenhirns unmittelbar vor der Anlage der *Commissura posterior*, deren Wandungen nur wenig dünner waren als die des benachbarten Ependyms, mit dem sie unmittelbar zusammenhingen und an der vorderen Seite noch eine Strecke weit von einer Nervenfaserschicht belegt waren. Beim Kaninchen sah ich die Zirbel bei Embryonen von 14 Tagen und 15 mm Länge, und mass dieselbe hier bereits 0,34 mm in der Länge und 0,16 mm in der Breite.

Fig. 330. Sagittalschnitt durch die Anlage der Zirbel eines Schafembryo von 3,5 cm. Vergr. 121mal. *a* Ependym der Decke des 3. Ventrikels; *b* quere Nervenfasern der *Commissura posterior*; *p* Zirbel; *pm Pia mater* mit Gefässen in der dunklen Zone; *b'* Nervenfasern vor der Anlage der Zirbel, die bald sich verlieren.

Fig. 331. Frontalschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo vom 16. Tage in der Gegend des Sehhügels und Augen. Vergr. ungefähr 10mal. *t Ventriculus III*; *c* hinterer Theil der Hemisphären mit dem *Ventriculus lateralis* und dem *Corpus striatum*; *s* Scheidewand der Pia, die Sehhügel und Hemisphären scheidet; *tho Thalamus opticus*; *tho'* Deckplatte des *Ventriculus III* mit der Anlage der Zirbel; *sph a Sphenoidale anterius*; *ap Alae parvae*, beide knorpelig; *cm Cartilago Meckelii*, *mi Max. inferior*. Zunge und Mundhöhle sind sichtbar.

Am 16. Tage erscheint dieselbe im Frontalschnitte, so wie die Fig. 331 es wiedergibt, als eine warzenförmige, an der Basis schmälere Ausbuchtung, deren Wand eine einfache Fortsetzung des Ependyma des 3. Ventrikels ist.

Zirbel des Hühnchens.

Beim Hühnerembryo sahen Lieberkühn und Mihalkovics am 4. Tage die Zirbel in ähnlicher Weise auftreten, nur dass hier der Fortsatz nach vorn gerichtet war. Am 5. Tage treibt nach Mihalkovics der Zirbelfortsatz, unter dem die Decke des Zwischenhirns zu einem trichterförmigen Fortsatze, dem *Recessus infrapinealis M.* sich auszieht, Sprossen, die alsbald als 20—30 μ grosse Hohlkugeln sich abschnüren und bis zum 12. Tage an Menge zunehmen, um welche Zeit der ursprüngliche hohle Fortsatz noch vorhanden ist und das Ganze durch gefässreiches Bindegewebe zusammengehalten wird. Nach dem 14. Tage verkleinert sich der Rest des Fortsatzes bis auf kleine Abschnitte, die schliesslich ebenfalls zu Blasen sich umgestalten und verengert sich zuletzt auch die Höhle des *Recessus infrapinealis* zu einem Stiele. Diesem zufolge sind die nach M. mit einer Höhlung und einer geschichteten Zellenlage versehenen Drüsenblasen der Zirbel des erwachsenen Vogels nichts als Abkömmlinge der geschilderten Hohlsprossen des Embryo und das ganze Organ ein Abkömmling der ursprünglichen Medullarplatte, oder wenn man will, in demselben Sinne ein epitheliales Organ wie die Adergeflechte.

Bei Säugethieren ist die spätere Entwicklung der *Glandula pinealis* noch nicht so sehr ins Einzelne verfolgt wie bei Vögeln. Mihalkovics gibt an, dass bei Kaninchen die Abschnürung der Hohlsprossen bei Embryonen von 2—2,5 cm Länge erfolge, deren Höhlen jedoch klein seien und schliesslich schwinden, während die Zellen rundlich oder polygonal werden, auch wohl Fortsätze erhalten. Bei Embryonen von 3,5—4,0 cm Länge sei die Drüse birnförmig (0,8 mm lang, oben 0,3 mm dick), stehe unten mit dem *Recessus infrapinealis* in Verbindung, während ihr oberes Ende jetzt noch in Einer Ebene mit dem hinteren Ende der Hemisphären sich befinde, später jedoch von demselben bedeckt werde. Diesem zufolge sind die Zellennester der Zirbel der ausgebildeten Säugethiere auf die Medullarplatte zurückzuführen und ebenso zu deuten wie beim Hühnchen.

Beim Menschen ist die erste Entwicklung der Zirbel noch nicht untersucht, doch spricht ihr Bau bei Neugeborenen für gleiche Verhältnisse wie bei den Säugern.

Hypophysis und Zirbel sind zwei physiologisch unbegriffene und unzweifelhaft auch unbedeutende Organe. Ihr Vorkommen bei fast allen Wirbelthieren, mit Ausnahme des Amphioxus in wesentlich glei-

cher Gestaltung stempelt sie zu Erbstücken von den Vorfahren dieser Thierklasse und liegt der Gedanke nahe, den Dohrn mit Rücksicht auf die Hypophysis allein zu verfolgen versucht hat (Der Ursprung der Wirbelthiere. 1875. S. 3), dass dieselben mit einer früheren Durchbohrung des Gehirns durch den Darm zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn zusammenhängen. Die Hypophysentasche auf der einen und die Zirbelausstülpung auf der anderen Seite könnten Reste einer und derselben Bildung sein, und wenn Götte mit seiner Angabe Recht hätte, dass die Zirbel von Bombinator da entsteht, wo das Hirnrohr am spätesten sich schliesst, so liesse auch diese Thatsache für eine solche Hypothese sich verwerthen.

Zwischenhirn menschlicher Embryonen.

Ich füge hier noch einige Bemerkungen über das Zwischenhirn menschlicher Embryonen bei.

Im 5. Monate ist jedes Zwischenhirn schon ebenso gross als die Vierhügel zusammen, und im 6. Monate erscheint der erstgenannte Hirntheil entschieden grösser. Von oben gesehen zeigt jeder Thalamus drei Zonen. Die erste liegt dicht neben dem spaltenförmigen oberen Eingange in den 3. Ventrikel und soll die Region der *Commissura posterior* und der *Stria medullaris* heissen. Dieselbe weicht von den Verhältnissen des Erwachsenen nur dadurch ab, dass der vordere Theil der Commissur nicht umgerollt, sondern mehr eben ist und von seiner leicht erhobenen Mitte den noch hohlen einfachen Zirbelstiel ausgehen lässt. Der zweite Abschnitt, den die *Tela chorioidea superior* deckt, ist namentlich hinten und auch in seinem medialen Theile stark erhaben, so dass das Polster (*Pulvinar*) stark vorspringt und die ganze Fläche gegen den Streifenhügel abfällt. Lateralwärts begrenzt sich dieser Theil durch eine mehr weniger vortretende Leiste gegen den 3. Abschnitt, auf dem der sehr grosse *Plexus chorioideus lateralis* liegt, und der zur Aufnahme desselben

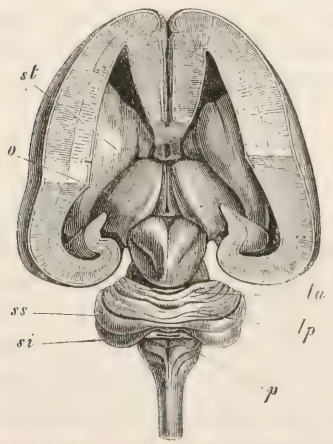


Fig. 332.

Fig. 332. Gehirn eines menschlichen Embryo von 5 Monaten mit blossgelegten Ganglien nach Wegnahme des Balkens, *Fornix* und *Plexus lateralis* sammt *Tela chorioidea sup.* und Zirbel. *st Corpus striatum; o Thalamus opticus; la Lobus lunatus anterior mihi; lp Lob. lunatus posterior mihi; ss Semilunaris superior; si Semilunaris inferior; p Pyramis.* Natürliche Grösse.

leicht rinnenförmig vertieft erscheint. Besonders auffallend ist an diesem Abschnitte die tiefe Spalte, die noch um diese Zeit denselben vom Streifenhügel trennt, welcher letztere auch den Sehhügel stark überragt und vorn deutlich dreigelappt ist.

Von den Basaltheilen des Zwischenhirns bemerke ich, dass die *Corpora candicantia* bereits im 5. Monate an Gehirnen von 3,7 cm Länge sehr deutlich sind. Das *Tuber cinereum* besteht um diese Zeit wie aus zwei Abschnitten, einem grösseren vorderen, der die Hypophysis trägt und einem kleinen hinteren Abschnitte, der zwischen den vorderen Theil und die *Corpora mamillaria* eingekeilt ist. Dieser Theil ist nahezu dreieckig und ragt mit einer gefurchten, wie doppelten kleinen Spitze zwischen die *Corpora mamillaria* hinein. *Corpora candicantia.* *Tuber cinereum*

Das Mittelhirn erleidet keine so bedeutenden Veränderungen, wie die bisher beschriebenen Hirntheile. Ursprünglich ein grosser ganz frei gelegener Hirntheil (Fig. 333), wird dasselbe, wie schon früher angegeben, allmälig vom grossen Hirne bedeckt, während es zugleich im Wachsthume weniger fortschreitet und nach und nach zu einem untergeordneten Gebilde zurücksinkt (Fig. 334). Zugleich verengert sich auch die Höhle der Blase vor allem durch Wucherung ihrer anfangs dünnen oberen Wand, während die untere der Spitze des mittleren Schädelbalkens anliegende Wand schon früh sehr dick erscheint (Fig. 335), so dass am Ende nur noch der *Aquaeductus Sylvii* als Rest derselben übrig bleibt. Mittelhirn.

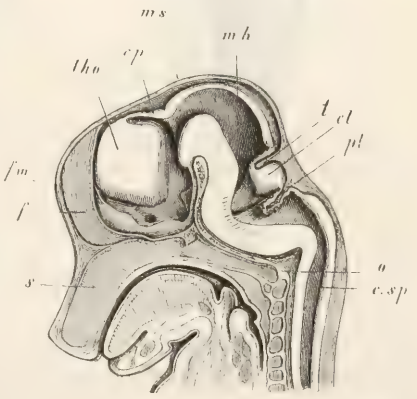


Fig. 333.

Fig. 333. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal. *s Septum narium; o Occipitale basilare; csp Canalis medullae spinalis; pl Plexus chorioideus Ventriculi IV; cl* Kleinhirn; *t Tentorium cerebelli; mh* Mittelhirn; *ms* in der Verlängerung dieser Buchstaben der mittlere Schädelbalken; *cp Commissura posterior; tho Thalamus opticus; fm* Spaltenförmiges *Foramen Monroi* in der Verlängerung der Linie dieser Buchstaben; *f* Sichel, dahinter die Schlussplatte der Hemisphären in den Boden des 3. Ventrikels übergehend, an dem seitlich vorn der hohle Opticus und hinten über der Hypophysis das Infundibulum sichtbar sind. Ueber dem hinteren Ende des *Occipitale basilare* befindet sich der hintere Schädelbalken.

Die Vierhügel sind schon im 5. Monate mit zwei Furchen versehen (Fig. 332), doch ist die Längsfurche nur zwischen dem vorderen Hügelpaare da und die schief gelagerte Querfurche erreicht die obere Mittellinie nicht. Im 6. Monate rücken diese Furchen weiter, erreichen jedoch erst im 7. Monate ihre volle Ausbildung. Die Form anlangend, so ist in diesen Zeiten der steile und hohe Absturz der hinteren Hügel gegen die *Crura cerebelli superiora* auffallend. Sehr bemerkenswerth ist auch die

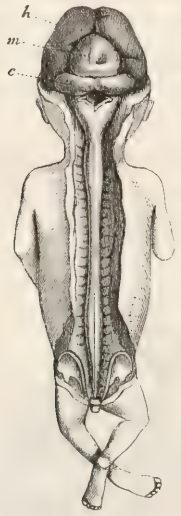


Fig. 334.

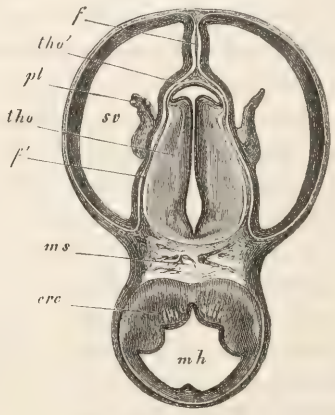


Fig. 335.

Grösse der *Corpora geniculata*. Im 5. Monate misst das *C. g. mediale* 3 mm und das *C. g. laterale* 5 mm in der Länge und 3 mm Breite. Im 6. Monate beträgt ersteres 3,7 mm, während letzteres noch ebenso lang wie früher, aber etwas breiter ist.

Fig. 334. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirn und Mark. *h* Hemisphären des grossen Hirns; *m* Mittelhirn; *c* kleines Hirn. An der *Medulla oblongata* sieht man einen Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV.*

Fig. 335. Horizontalschnitt des Schädels und Gehirns eines Kaninchenembryo von 16 Tagen über dem Streifenhügel durch die seitlichen Ventrikel 10mal vergr. *mh* Mittelhirn; *ms* mittlerer Schädelbalken; *th o* Zwischenhirn oder *Thalamus opticus* mit dem 3. Ventrikel; *th o'* vordere Wand des *Thalamus opticus* oder Deckplatte desselben; *sv* Höhle der Hemisphären oder seitlicher Ventrikel; *p l Plexus chorioideus lateralis; f Falx cerebri primitiva* und *Pia*; *f'* Fortsetzung dieser Theile zwischen Sehhügel und Hemisphäre bis zum mittleren Schädelbalken; *cr c Crus cerebri.*

§ 37.

Hinterhirn.

Das primitive Hinterhirn gestaltet sich zum *Pons*, zum *Cerebellum* und zur *Medulla oblongata*, welche im Zusammenhange besprochen werden sollen. Hinterhirn.

Das *Cerebellum* entwickelt sich als eine Verdickung der Decke der vordersten Theile des Hinterhirns, welche bald die Gestalt einer Cerebellum.

Fig. 336.

Fig. 337.

querstehenden Platte und in der Seitenansicht die einer Umknickung des Hinterhirns annimmt (Fig. 336, 337), während Längsschnitte und Frontalschnitte (Fig. 333, 338) darthun, dass das Organ zwar keine Spur einer Höhlung besitzt, wohl aber an der vorderen Seite in eigenthümlicher Weise eingebogen ist. Sagittalschnitte (Fig. 310) zeigen mehr oder minder deutlich eine mittlere seichte Querfurche und Frontalschnitte lehren, dass das Cerebellum an der unteren Fläche eine tiefe Längsfurche und ausserdem noch je eine seitliche Längsfurche besitzt, so dass somit diese Fläche 4 Längswülste zeigt, von denen die seitlichen stärker sind (Fig. 338).

Nach vorn steht das kleine Hirn durch eine dünne Lamelle mit dem

Fig. 336. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge (7. Woche.). 1. Ansicht des Embryo von hinten mit blossgelegtem Hirn und Mark und den neben demselben gelegenen Spinalganglien. 2. Ansicht des Gehirns und obern Theiles des Rückenmarkes von der Seite. 3. Ansicht des Gehirns von oben. *r* Vorderhirn; *z* Zwischenhirn; *m* Mittelhirn; *h* Hinterhirn; *n* Nachhirn; *z'* vorderes unteres Ende des Zwischenhirns, wo später das *Tuber cinereum* liegt. Die rundliche Stelle davor ist der Sehnerv.

Fig. 337. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Grösse. *h* Hemisphäre des grossen Hirns, an der schon alle Lappen und breit und kurz auch die *Fossa Sylvii* deutlich ist. *m* Mittelhirn; *c Cerebellum*; *m o* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*, die als bogenförmige Leiste vom kleinen Hirn auf die *Medulla oblongata* übergeht.

Mittelhirne in Verbindung, welche, vor der Anlage des *Tentorium* gelegen (Fig. 310) als Fortsetzung des tiefsten vordersten Theiles des Organes erscheint und nichts anderes ist als die Anlage des *Velum medullare superius*. An der Ventralseite geht dasselbe unmerklich in die Gegend der 3. Hirnblase über, die später zum *Pons Varoli* sich gestaltet, und zwar in einer Weise, dass es in seitlichen Ansichten den Anschein hat, als ob der nach vorn umgebogene Theil des sogenannten Nachhirns hackenförmig unmittelbar in das Cerebellum sich umböge (Figg. 336, 337).

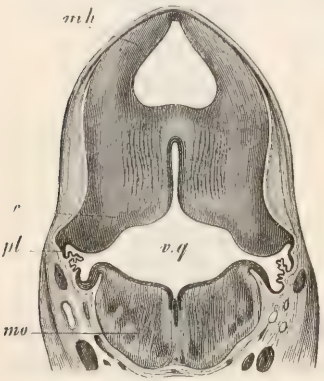


Fig. 338.

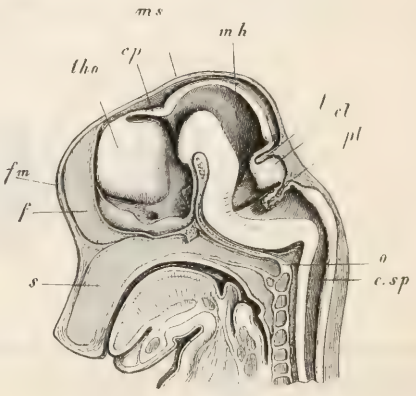


Fig. 339.

Membrana obturatoria Ventriculi IV.

Die eigenthümlichsten Verhältnisse zeigt das kleine Gehirn nach hinten, indem es hier an die umgestaltete Decke des 4. Ventrikels oder des Hinterhirns im engeren Sinne angrenzt, die ich *Membrana obturatoria ventriculi quarti* genannt habe (Erste Aufl. S. 244). Ursprünglich besitzt das Hinterhirn eine dorsale Wand, welche, obschon viel dünner als die Seitenwände und auch als die vordere Wand, doch aus meh-

Fig. 338. Frontalschnitt durch das Gehirn eines Kaninchens von 16 Tagen in der Gegend des 4. Ventrikels. Vergr. 10. *mo Medulla oblongata; vq Ventriculus quartus; c Cerebellum; pl Plexus chorioideus ventriculi IV; mh* Mittelhirn mit grosser Höhle.

Fig. 339. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal. *s Septum narium; o Occipitale basilare; csp Canalis medullae spinalis; pl Plexus chorioideus Ventriculi IV; cl* Kleinhirn; *t Tentorium cerebelli; mh* Mittelhirn; *ms* in der Verlängerung dieser Buchstaben der mittlere Schädelbalken; *cp Commissura posterior; tho Thalamus opticus; fm* spaltenförmiges *Foramen Monroi* in der Verlängerung der Linie dieser Buchstaben; *f* Sichel, dahinter die Schlussplatte der Hemisphären in den Boden des 3. Ventrikels übergehend, an dem seitlich vorn der hohle Opticus und hinten über der Hypophysis das Infundibulum sichtbar sind. Ueber dem hinteren Ende des *Occipitale basilare* befindet sich der hintere Schädelbalken.

reren Zellenschichten besteht (Fig. 220). Sehr bald verdünnt sich jedoch diese Wand in der auffälligsten Weise an gewissen Stellen (Fig. 221), während sie an anderen dicker sich erhält und zugleich erleidet dieselbe auch besondere Faltungen, indem von aussen her die sich entwickelnde *Pia mater* die Medullarplatte vor sich her gegen die Höhle zu drängt, welche Falten dann später zu den Adergeflechten des 4. Ventrikels sich gestalten. Frühere Stadien dieser Umgestaltungen geben die Figg. 310 und 339 im Längsschnitte und die Figg. 338 und 340 im Querschnitte. In den ersten Figuren sieht man bei *pl* die Decke des Hinterhirns durch die Anlagen der weichen Hirnhaut in Gestalt einer starken gekräuselten

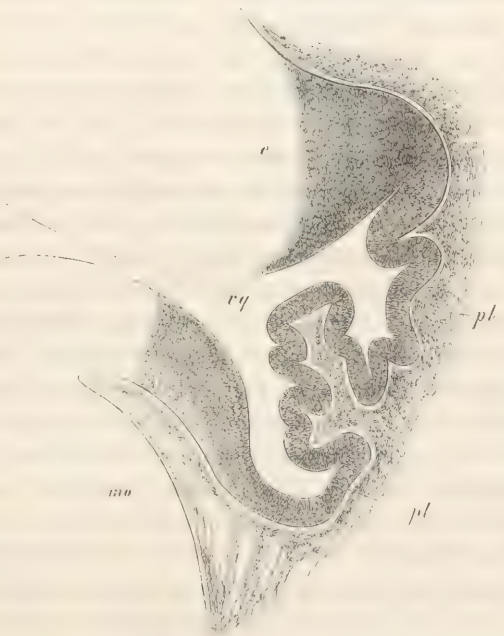


Fig. 340.

Falte, der Adergeflechtsfalte des Hinterhirns oder dem hintersten Schädeldachfortsatze der *Pia* nach innen gedrängt, welche Falte später aus ihrem hervorragendsten Theile den querstehenden Abschnitt des *Plexus chorioideus ventriculi quarti* hervorbildet. Die vordere Lamelle dieser Falte verbindet sich mit dem am meisten dorsal- und caudalwärts gelegenen Theile des *Cerebellum*, während ihre hintere Lamelle mit einer

Fig. 340. Ein Theil der Fig. 338 stärker vergrössert. *mo Medulla oblongata; rq Ventriculus quartus; c Cerebellum; pl Plexus chorioideus ventriculi quarti*, hier die *Recessus laterales* begrenzend.

starken Umbiegung in den hintersten Theil der Decke des Hinterhirns übergeht und später den längsverlaufenden Theil des *Plexus IV* erzeugt.

Frontalschnitte durch das *Cerebellum* (Figg. 338, 340) zeigen sehr schön, dass die seitlichen Ausbuchtungen des vierten Ventrikels, die man mit Reichert *Recessus laterales* heissen kann, schon sehr früh auftreten, so wie dass hier ebenfalls eine auffallende Verdünnung der Wand des Medullarrohres sich einstellt, die mit einer Einstülpung desselben verbunden ist. Die so entstandene Falte ist die unmittelbare Fortsetzung der in den Sagittalschnitten wahrnehmbaren Adergeflechtsfalte und stellt die erste Anlage der bekannten Anschwellung des Adergeflechtes im *Recessus lateralis* dar. Beachtung verdienen einmal die Windungen ähnlichen Vorwölbungen des oberen und unteren Blattes der Falte bei den Buchstaben *pl* der Figur 340, da wo diese Blätter in das *Cerebellum* und die *Medulla oblongata* übergehen, und zweitens die Beschaffenheit der Medullarplatte, da wo sie den *Recessus lateralis* begrenzt. Dieselbe besteht nämlich überall, auch da, wo sie durch die *Pia* zur Anlage des *Plexus* eingestülpt erscheint, aus mehreren Zellenschichten ebenso wie die innersten Lagen an der *Medulla oblongata* und am *Cerebellum* (Ependymaschichten), steht jedoch nicht nur mit diesen, sondern auch mit der übrigen Substanz der genannten Hirntheile in Verbindung. Ganz dieselbe Structur besitzt auch die im Sagittalschnitte sichtbare Adergeflechtsfalte, wogegen hinter derselben schon bei jüngeren Thieren (S. Fig. 221) die dorsale Wand des Nachhirns zu einer einzigen epithelartigen Lage sich verdünnt.

Die ganze so eigenthümlich gestaltete Verschlussplatte des vierten Ventrikels zwischen *Medulla oblongata* und *Cerebellum*, oder die von mir sogenannte *Membrana obturatoria ventriculi quarti*, die bei menschlichen Embryonen in wesentlich derselben Weise wie bei Säugethieren auftritt, erleidet mit der Zeit Umgestaltungen, welche einen Theil derselben wie als einen besonderen Anhang des kleinen Gehirns erscheinen lassen, wie diess zuerst von Kollmann (l. i. c. Fig. IV) und von mir (Erste Aufl.) dargestellt worden ist. Bei menschlichen Embryonen aus dem 4. Monate nämlich findet man hinter und unter dem *Cerebellum* wie einen besonderen zweibäuchigen Lappen mit einer Querfurche, der nichts anderes ist als die oben beschriebene Adergeflechtsfalte in eigenthümlicher Umbildung. An der Querfurche nämlich dringt die *Pia mater*

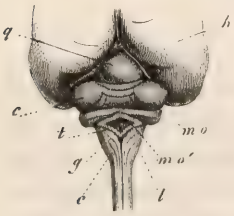


Fig. 341.

Fig. 341. Ansicht des hinteren Theiles des Gehirns eines 4 Monate alten, 4″ 4½‴ langen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. *h* Hemisphäre des

scheinbar in das Innere der 4. Hirnhöhle, oder stülpt, besser ausgedrückt, die medullare Deckplatte des 4. Ventrikels tief ein und entwickelt sich zugleich zum Adergeflechte, indem an der Einstülpung die Medullarplatte zum Epithel desselben wird. Zugleich drängt der stark wuchernde *Plexus* die obere und untere Lamelle der eingestülpten Falte an ihrem Ausgangspuncte stark vor und bewirkt so das Ansehen eines doppelbäuchigen Lappens, den man mit einem von Kollmann in etwas anderer Weise gebrauchten Namen *Gyrus chorioideus anterior* und *posterior* nennen kann. Der hintere *Gyrus* setzt sich in den hinteren nicht eingestülpten Theil der *Membrana obturatoria* fort, der stellenweise noch dicker (*m o'*, *t*) ist und da wo in der Figur das rautenförmige Loch sich befindet, nur von einer dünnen epithelartigen Lage und der *Pia* gebildet wird.

Die eben beschriebenen *Gyri chorioidei* reissen bei etwas unvorsichtiger Behandlung oder an nicht ganz gut erhaltenen Gehirnen leicht ab und geben dann solche Präparate Gelegenheit, die Ausgangsstellen der Deckmembran des 4. Ventrikels zu erkennen (Fig. 314, 315), in welcher Beziehung besonders eine seitliche Ansicht (Fig. 314) belehrend ist. Dieselbe zeigt dass die *Membrana obturatoria* vom ganzen hinteren Rande des *Cerebellum* ausgeht, und seitlich in der Gegend des späteren *Pons* bogenförmig sich umbiegend (S. auch Fig. 317), und den *Recessus lateralis ventriculi IV* umkreisend auf die *Medulla oblongata* übergeht, wo ihre Anheftungsstelle dem Rande des *Sinus rhomboidalis* entspricht.

In Betreff der späteren Umgestaltungen der *Membrana obturatoria* ist so viel sicher, dass aus dem dünnsten mittleren Theile derselben die *Tela chorioidea inferior* und das Adergeflecht des 4. Ventrikels sich entwickelt. Dagegen gehen ihre Randtheile überall in Nervenmasse über und liefern die an das *Cerebellum* angrenzenden Theile derselben (die

grossen Gehirns; *q* noch einfacher Vierhügel, vor dem das abgeschnittene *Tentorium cerebelli* sichtbar ist; *e* kleines Gehirn und bezeichnet der Buchstabe die vereinigten *Lobi semilunares*, die am Wurme durch eine einfache Querwindung zusammenhängen, die die vereinten *Laminae transversales superiores* und *inferiores* darstellt. Die vor dieser Windung liegende Furche ist die einzige, die sonst noch am *Vermis superior* sich findet und scheidet seitlich in etwas die vereinigten *Semilunares* und den späteren *Quadrangularis*. Hinter der einfachen *Lamina transversalis* liegt die *Pyramis*, die an den Hemisphären den *Lobus inferior* wie einen kleinen Anhang zeigt, und hinter der *Pyramis* erscheint noch ein ganz schwacher Streifen der Uvula. *m o Membrana obturatoria ventriculi quarti* wie einen zweibäuchigen Lappen (*Gyrus chorioideus anterior et posterior*) darstellend. Die quere Furche zwischen diesen Lappen bezeichnet die Stelle, durch welche die *Pia mater* eindringt und in den *Plexus chorioideus IV* übergeht; *m o'* mittlerer brückenartiger Theil der Deckmembran; *t* hinterer Theil derselben, der zur *Ligula sinus rhomboidei* wird; *g Fasciculus gracilis; c Fasc. cuneatus; l Fasc. lateralis.*

vordere Lamelle der Adergeflechtsfalte oder der *Gyrus chorioideus anterior*) die *Vela medullaria inferiora*, die *Pedunculi Flocculorum*, und die Flocke, während aus den an die *Medulla oblongata* anstossenden Theilen der *Obex* am *Calamus scriptorius* und die *Ligula* am Rande des *Sinus rhomboidalis* hervorgeht.

Die 4. Hirnhöhle ist bei Embryonen zu jeder Zeit geschlossen und halte ich nach wie vor dafür, dass dies auch beim Erwachsenen die Regel ist und dass die Oeffnung am *Calamus scriptorius* (*Foramen Magendii*, wo sie vorhanden, keine gesetzmässige Bildung ist, noch weniger die Löcher am *Recessus lateralis*, die Bockdalek zur Aufstellung des Namens »Füllhorn« Veranlassung gaben.

Spätere Entwicklung des kleinen Hirnes des Menschen.

In Betreff der späteren Entwicklung des kleinen Gehirns bemerke ich folgendes:

Im dritten Monate ist das *Cerebellum* anfangs noch ohne Windungen und zeigen die Figg. 343 und 345 solche Organe von 10 und 11 mm Breite. Hat das *Cerebellum* eine Breite von 12 mm erreicht, so erscheinen die ersten Furchen am Wurme und zwar vier Furchen und fünf einfache Windungen. Die letzten entsprechen von vorn und oben nach hinten und unten gezählt 1) dem Haupttheile des *Vermis superior* (*Lingula*, *Lobulus centralis*, *Monticulus*, *Declive*), 2) den *Laminae transversales superiores et inferiores* (*Folium cacuminis et Tuber valvulae*), 3) der *Pyramis*, 4) dem *Nodulus* und 5) der *Uvula*. Von den Furchen geht die vorderste Fig. 343) ein wenig auf die Hemisphären über und deutet schon die Grenze zwischen dem *Lobus quadrangularis* und den noch vereinten *Lobi semilunares* an. Dasselbe gilt von der zweiten Furche, die die vereinten *Semilunares* von einer Windung trennt, die, als Fortsetzung der *Pyramis*, den späteren *Lobus infe-*

Fig. 342.

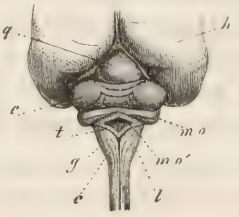


Fig. 343.

Fig. 342. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirn und Mark. *h* Hemisphären des grossen Hirns; *m* Mittelhirn; *c* kleines Hirn. An der *Medulla oblongata* sieht man einen Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV.*

Fig. 343. Ansicht des hinteren Theiles des Gehirns eines 4 Monate alten, 4″ 4½‴ langen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. Erklärung auf S. 540.

rior von Henle (*Lobus biventer s. cuneatus autorum*) darstellt. Die dritte Furche geht dagegen weit nach den Seitentheilen zu und sondert die mit der *Uvula* zusammenhängenden Anlagen der noch ganz schmalen und quergelagerten Tonsille von der noch undifferenzirten Seitenmasse der Hemisphären. Die vierte Furche endlich verläuft in der ganzen Breite des *Cerebellum* bis zum *Pons* und begrenzt von vorn den *Gyrus chorioideus anterior* von Kollmann, der später zum *Nodulus*, *Velum medullare anterius* und zur Flocke sich gestaltet, von denen jetzt noch nichts wahrzunehmen ist.

Im vierten Monate beginnen die Seitentheile des *Cerebellum* stärker zu wachsen, werden die Furchen und Windungen deutlicher und gehen auch vom Wurme aus mehr auf die Seitentheile über. Bei einem *Cerebellum* des 4. Monates von 14 mm Breite zeigte der Oberwurm fünf Windungen, von denen jedoch wie früher nur die hinterste breiteste etwas auf die Seitentheile überging und einen Anfang eines *Lobus quadrangularis* abgrenzte. Seitlich hing dieser Lappen mit dem grossen länglich runden Lappen zusammen (Fig. 341), der die Gehirne dieser Zeit auszeichnet und einem guten Theile nach nichts anderes ist, als die noch nicht geschiedenen *Semilunares*. Doch erkannte man schon um diese Zeit eine seichte Querfurche an diesem Lappen, die den auffallend schmalen *Semilunaris superior* von *inferior* scheidet und vom Wurme ausgeht, an welchem den vereinigten *Semilunares* immer noch eine einzige Windung entspricht. Weiter abwärts folgt am Wurme 1) eine etwas breitere (dickere) Querwindung, die gegen die Mitte der Hemisphären spitz ausläuft, die Pyramide sammt der ersten Andeutung des *Lobus inferior*, 2) eine noch schmalere ähnliche Windung, die an den Hemisphären weiter nach aussen reicht und in der Mitte (Uvula) etwas breiter ist als seitlich, wo jetzt schon eine kaum merkliche Verdickung die Tonsillen andeuten kann. Endlich kommt noch der *Gyrus chorioideus anterior* besser entwickelt, an dem eine Verbreiterung am vorderen Ende schon jetzt die Flocke darstellt, die Mitte (*Nodulus*) jedoch noch nicht von den Seitentheilen zu unterscheiden ist.

Bei einem *Cerebellum* des 5. Monates von 17 mm Breite waren die Tonsillen zum ersten Male als kleine Anschwellungen an einer fast in der ganzen Breite des Organes verlaufenden schmalen Querwindung zu erkennen (Fig. 344), wogegen die noch einfache Windung des *Lobus inferior* viel kürzer war und beide zusammen sammt der Anlage der *Pyramis*, die jetzt schon zwei Windungen zeigte, nicht mehr als 9 mm Breite besassen. Auffallend war die starke Entwicklung der oberen Fläche an diesem *Cerebellum*, an dem jedoch die Semilunarlappen eher noch weniger geschieden waren als in dem vorhin erwähn-

ten jüngeren Gehirne. Der *Lobus quadrangularis* zeigte nun bereits 7 Windungen und am Oberwurme waren deren 9, unter denen auch die *Lingula* und der *Lobus centralis* sich befand.

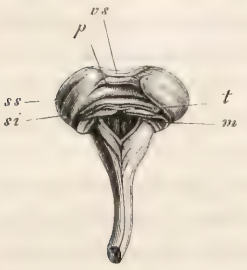


Fig. 344.

Von nun an geht die Entwicklung des *Cerebellum* rasch weiter, doch kann ich nicht umhin zu bemerken, dass gleichgrosse Organe oft sehr verschieden weit entwickelt sind. So zeigte ein *Cerebellum* von 23 mm Breite (nach Erhärtung in Spiritus) eine erheblich geringere Ausbildung als ein anderes von 20 mm, beide von Embryonen des 6. Monates herrührend. Da bei dem *Cerebellum* von 23 mm der *Vermis* durchschnitten war, so erwähne ich die Verhältnisse desselben etwas genauer. Der *Nodulus* stand ganz nach hinten, bestand aus einer einzigen Windung, an der jedoch an der oberen hinteren Seite einige schwache Querfurchen sichtbar waren. *Uvula* und *Pyramis* waren ebenfalls nach hinten gerichtet und ohne weiteres sichtbar. Erstere war dicker, wesentlich aus Einer Windung gebildet, besass aber schon einige äusserst zarte Querfurchen an der Oberfläche und in der Tiefe gegen die angrenzenden Lappen zu, während an der *Pyramis* nur Eine, aber etwas tiefere Furche und einige ebensolche in der Tiefe gegen die *Uvula* zu sich zeigten. Weiter fanden sich die *Semilunares inferiores* durch eine einzige Querwindung und die *superiores* durch zwei solche verbunden, zwischen welchen *Laminae transversales superiores et inferiores* nur eine seichte Furche bestand. Von den folgenden Theilen des Oberwurmes hingen die zwei hintersten Windungen innig mit den vorhergehenden zusammen, und dann folgte eine 3,5 mm tiefe Spalte, die ich die obere Querspalte heisse, deren beide Wände von etwa 5 Nebenwindungen besetzt waren. Der noch folgende Theil des Oberwurms zeigt 7 Windungen mit Inbegriff der *Lingula* und des *Lobus centralis*, die zum Theil durch tiefere Spalten getrennt waren. Allem zufolge schien der Wurm wie aus zwei Hauptabschnitten zu bestehen, von denen der hintere den ganzen Unterwurm und vom Oberwurme die zwei hintersten Windungen in sich begriff.

Fig. 344. Gehirn und *Medulla oblongata* eines Embryo von 5 Monaten. Breite des *Cerebellum* 18 mm. *ss Semilunaris superior; si Semilunaris inferior*, beide durch eine einfache Querwindung (*Lam. transversalis*) verbunden; *vs* hinterster Theil des *Vermis superior; p Pyramis* seitlich in den wenig entwickelten *Lobus inferior* auslaufend (Der *Lobus inferior* der linken Seite ist im Holzschnitte unrichtig ausgefallen und ist die rechte Seite allein massgebend); *t* erste Andeutung der Tonsillen mit der *Uvula* in der Mitte; *m Velum medullare inferior* mit dem Nodulus in der Mitte.

Die seitlichen Theile dieses Gehirns verhielten sich folgendermassen. Der *Lobus quadrangularis* besteht aus einer vorderen und hinteren Abtheilung, die durch die obere Querspalte geschieden sind und von denen die erstere 4—5 Windungen, die letzte zwei bis drei zeigt. Der *Semilunaris superior*, der medianwärts nur wenig schmäler ist, als an seinem lateralen Ende, zeigt zwei Furchen, wogegen der bedeutend

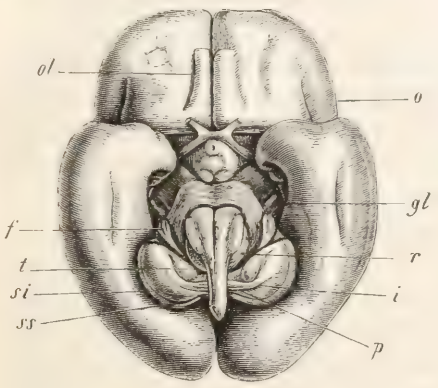


Fig. 345.

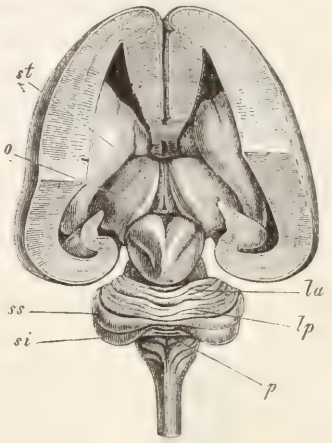


Fig. 346.

grössere *Semilunaris inferior* noch vollkommen glatt, und auffallender Weise am lateralen Ende viel dicker ist als am medialen. Die Furche zwischen beiden *Semilunares* ist noch ganz seicht. Der nun folgende *Lobus inferior* (Henle) besitzt an seinem lateralen dickeren Ende, das mit dem *Semilunaris inferior* zusammenhängt, die erste Andeutung einer Furche und ist sonst glatt. Ganz ohne Furche ist auch die noch ganz quer liegende und dickere Tonsille, und was endlich die Flocke anlangt, so war dieselbe schmal birnförmig und auch ohne Furchen. Das von ihr zum *Nodulus* verlaufende primitive *Velum medullare posterius* hatte nach hinten einen freien Rand und sass an seiner oberen Seite an der Mark-

Fig. 345. Gehirn eines menschlichen Embryo des 6. Monates in natürlicher Grösse. *ol Olfactorius; o* Klappdeckel; *gl Corpus geniculatum laterale; f Flocculus; t Tonsilla* mit dem *Nodulus* zwischen denselben; *li Lobus inferior; p Pyramis; si Semilunaris inferior; ss Semilunaris superior; r Corpus restiforme.*

Fig. 346. Gehirn eines menschlichen Embryo des 5. Monates mit blossgelegten Ganglien in natürlicher Grösse. *st Corpus striatum; o Thalamus opticus; lc Lobus lunatus anterior cerebelli; lp Lob. lunatus posterior; ss Semilunaris superior; si Semilunaris inferior; p Pyramis.*

masse der Hemisphären fest. Von dem, was später *Velum medullare* heisst, zeigte sich die erste Andeutung in einer vom *Nodulus* ausgehenden Umschlagsfalte, deren Anfang am *Nodulus* selbst wie einen vorderen freien Rand desselben darstellte und nicht einmal die Mitte des *Velum* erreichte.

Noch bemerke ich, dass an der Seitenwand des noch weiten IV. Ventrikels und zum Theil an der Decke desselben in der Gegend des *Velum medullare superius* drei windungsähnliche Falten oder Leisten sich befanden, die von den Seitentheilen des *Nodulus* bis in die Nähe des *Aquaeductus Sylvii* sich erstreckten.

Wenn man einmal weiss, wie die ersten Windungen des *Cerebellum* sich anlegen und bis zu dem eben geschilderten Stadium sich entwickeln, so ist die Verfolgung der weiteren Zustände nicht schwer, doch bieten dieselben für eine einlässliche ins Einzelne gehende Schilderung nicht genug Wichtiges dar und beschränke ich mich daher auf Folgendes:

An dem oben erwähnten *Cerebellum* von 20 mm Breite hatten die *Semilunares* bereits ihre typische Form und der obere lateralwärts 3, der untere an der medialen Seite 4 Windungen. Am *Lobus inferior* waren nun zwei Windungen gut ausgesprochen und gingen dieselben fast bis zur Pyramide, mit der sie durch einen einfachen schmalen Querwulst zusammenhingen. Auch die Tonsille hatte jetzt eine schwache Andeutung einer Furche, und an der Flocke fanden sich drei Windungen und hinter und über derselben eine gut entwickelte einfache »Nebenflocke« (Henle). Am auffallendsten war der *Nodulus* und das *Velum medullare posterius*, von dem die Fig. 347 eine Darstellung von einem anderen, theilweise etwas weniger weit entwickelten *Cerebellum* gibt, an dem besonders die Grösse der Flocke auffällt, die derjenigen der Tonsille kaum nachsteht. Man erkennt deutlich, dass der *Nodulus* zu einem nach vorn frei vorstehenden platten zweigetheilten Lappen sich entwickelt hat, während er nach hinten, ebenso wie schon früher, ebenfalls einen freien Rand hat und hier wie eingeschnitten erscheint. Der *Nodulus* ist somit ganz verschieden von

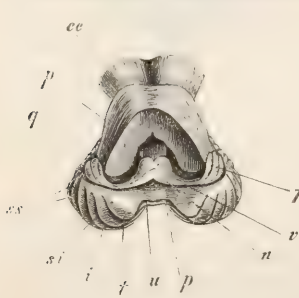


Fig. 347.

Fig. 347. Untere Fläche des kleinen Gehirns eines menschlichen Embryo vom Ende des 6. Monates nach Wegnahme der *Medulla oblongata* und eines Theiles des *Pons p* zur Demonstration des *Nodulus n*, der *Vela medullaria inferiora v* und der Flocken *f*. *u Uvula*; *t* Tonsille; *p Pyramis*; *i Lobus inferior*; *si Semilunaris inferior*; *sl Semilunaris superior*, beide mit je zwei Windungen; *q Quadrangularis*; *cc Crura cerebri*.

später nur an seiner oberen Seite befestigt und vorn und hinten frei. Ebenso hat auch das *Velum medullare* zwei freie Ränder, einen hinteren convexen und einen vorderen concaven, der dem späteren freien Rande desselben entspricht. Ausserdem sieht man an demselben, so wie auch am *Nodulus* und der Flocke, den vorderen Rand nach hinten umgeschlagen und mit diesen Säumen verbindet sich dann die *Tela chorioidea inferior*. Auch die übrigen Theile des *Vermis inferior* sind in diesem Stadium entwickelter, indem die *Uvula* an der Oberfläche 4 und die *Pyramis* 3 Windungen hat und namentlich letztere in der Form an die bleibenden Zustände erinnert. *Lobus quadrangularis* und Oberwurm sind in diesem Stadium auch viel weiter, zeigen jedoch nichts Besonderes.

Während in den bisher geschilderten Stadien der Wurm immer noch auffallend gross war und z. B. die *Uvula* die Tonsillen und die *Pyramis* den *Lobus inferior* an Mächtigkeit überragte, ändert sich dieses Verhältniss bald und mit dem Grösserwerden und Vortreten der Hemisphären tritt dann auch der Unterwurm in seine typische versteckte Lage, bildet sich das Thal aus und wird das *Velum medullare posterius* von den Tonsillen bedeckt. Kleine Gehirne von 28—30 mm Breite aus dem 7. Fötalmonate zeigen diese Umänderungen schon ganz bestimmt, nur sind auch jetzt noch der *Nodulus* und seine Anhänge nach dem früheren Typus gebildet.

Bei Neugeborenen misst das kleine Gehirn 4,7—5,0 cm in der Breite und weicht in seinen Formverhältnissen nicht wesentlich von denen des Erwachsenen ab. Auch die Zahl der Windungen ist annähernd dieselbe und nimmt die Bildung derselben in den letzten Fötalmonaten einen raschen Fortgang, indem noch im 7. Monate die Windungen der Zahl nach nur etwa ein Dritttheil von dem betragen, was der Neugeborene zeigt.

Fassen wir alles über die spätere Entwicklung des *Cerebellum* Bemerkte kurz zusammen, so ergibt sich folgendes:

1) Die Windungen und Furchen entstehen zuerst am *Vermis* und schreiten von hier aus auf die Hemisphären über.

2) Die Windungen der oberen Seite des *Cerebellum* gehen in der Entwicklung denen der unteren Seite voran.

3) Nach der Zahl der zuerst auftretenden Furchen und Windungen lassen sich am *Cerebellum* folgende primitive Theile oder Hauptlappen unterscheiden

A. Am Wurme:

1) Oberwurm. 2) *Laminae transversales*. 3) *Pyramis*. 4) *Uvula*. 5) *Nodulus*.

B. An den Hemisphären:

1) *Lobus quadrangularis.* 2) *Lobus posterior*, Henle (*Semilunaris superior et inferior cum gracili*). 3) *Lobus inferior.* 4) Tonsille. 5) Flocke sammt den *Vela medullaria posteriora.*

Als secundäre Lappen ergeben sich:

A. An den Hemisphären:

1) Der vordere Abschnitt des *Lobus quadrangularis*, den ich *Lobus lunatus anterior* heissen will.

2) Der hintere Abschnitt desselben, *Lobus lunatus posterior mihi.*

3) Der *Lobus semilunaris superior.*

4) Der *Lobus semilunaris inferior.*

B. Am Wurme:

1) Die *Lingula.*

2) Der *Lobulus centralis.*

3) Die Verbindungen des *Lunatus anterior* (*Monticulus*).

4) Die Verbindungen des *Lunatus posterior* (*Declive*).

5) Die *Lamina transversalis superior* (*Folium cacuminis*, Wipfelblatt).

6) Die *Laminae transversales inferiores* (*Tuber valvulae*, Klappenwulst).

Mit den von mir auf Grund der Embryologie gefundenen 5 Hauptlappen des *Cerebellum* stimmt die von Henle gegebene Eintheilung der Lappen der Hemisphären beim Erwachsenen ganz überein, und war ich eigentlich nicht wenig überrascht zu finden, dass dieser Forscher die meist so gut geschiedenen *Semilunares* des Erwachsenen in Einen Lappen vereint, wie die embryonalen Verhältnisse dies erheischen.

Medulla oblongata.

Von der *Medulla oblongata* oder dem Nachhirn ist eine der bemerkenswerthesten Erscheinungen ihre bedeutende Grösse in früheren Zeiten, die schon bei zweimonatlichen Embryonen auftritt (Fig. 313) und später noch auffallender wird und zwar ist es nicht nur die Breite, sondern auch die Dicke, durch welche dieser Hirntheil sich auszeichnet.

So messen	die *Medulla spinalis*	die *Medulla oblongata*	
	in der Breite	Breite	Dicke
im 2. Monate	1,3 mm	3,5 mm	2,5 mm
im 3. Monate	2,2 »	6,0 »	4,0 »
im 4. Monate	2,85 »	7,0 »	5,0 »
im 5. Monate	3,0 »	9,5 »	5,0 »
mit $5^1/_2$ Monaten	3,1 »	10,0 »	6,5 »
im 6. Monate	3,6—4,0 »	10,0 »	7,3 »

In Betreff der einzelnen Theile der *Medulla oblongata* bemerke ich folgendes.

Die Brücke tritt im 3. Monate als ganz schmale und dünne Quer- *Pons Varoli.*
faserung am vordersten Theile der *Medulla oblongata* auf, wird jedoch schon in diesem Monate und zwar gleichzeitig mit der Entwicklung der Lappen des *Cerebellum* deutlicher und grösser und mass bei einem Embryo, dessen *Cerebrum* 27 mm lang war, 4 mm in der Länge und sprang um 1.7 mm über das Niveau der *Medulla oblongata* vor. Von da an wächst dieser Hirntheil rasch und nimmt bald seine typische Gestalt an, nur dass das *Crus cerebelli ad pontem* natürlich anfangs mehr blossliegt als später. Charakteristisch für das fötale Gehirn ist auch der Uebergang eines Theiles des *Fasciculus lateralis* des *Corpus restiforme* auf und in die seitlichen Theile der Brücke medianwärts von der Flocke und hat es oft den Anschein, als ob die betreffenden longitudinalen Fasern medianwärts in die Brückenfaserung sich umbögen. Dieses Bündel, das ich *Fasciculus connectens* heisse, kommt nach meiner Erfahrung auch sehr häufig bei Erwachsenen vor und hängt zum Theil mit den *Striae medullares*, zum Theil mit dem *Corpus restiforme* zusammen (s. Henle, Anatomie, Bd. III, S. 180).

Von den Strängen des verlängerten Markes treten die Oliven im 3. *Olivae.*
Monate auf und früher, als die Pyramiden deutlich werden. Anfangs dicht neben einer seichten Medianfurche gelegen, werden dieselben im 6. Monate durch die zwischen denselben erscheinenden Pyramiden nach und nach zur Seite gedrängt und nehmen bald, zusammen mit den letztgenannten Strängen, ihre typische Stellung und Form an. An den Pyra- *Pyramides.*
miden liegt die Kreuzung ganz oberflächlich und Pyramiden wie Oliven sind von äusserst deutlichen oberflächlichen Querfasern bedeckt, die auch im Grunde der tiefer werdenden vorderen Furche erscheinen und oft hinten unmittelbar vor der Decussationsstelle wie einen queren Absatz bilden. Diese Querfasern sind oft an den vordersten Theilen der Pyramiden (*Propons*, *Ponticulus*, Arnold) und am hinteren Theile der Oliven (*Fibrae arcuatae posteriores*) stärker entwickelt.

Das *Corpus restiforme* anlangend, so entwickeln sich dessen *Corpus restiforme.*
Stränge ebenfalls im 4. Monate. Am *Fasciculus gracilis* ist von Anfang an die starke Entwicklung der *Clava* auffallend, die im 5. Monate häufig ganz quer steht und fast unter rechtem Winkel in den zarten Strang selbst sich umbiegt, der lang durch eine auffallende Zartheit (geringe Breite) sich auszeichnet. Der Keilstrang verdient beim Fötus ganz eigentlich diesen Namen und beginnt spitz und ohne weiter an der *Medulla oblongata* herunterzulaufen, in der Höhe des hinteren Endes der Olive neben dem obersten Theile des zarten Stranges *sensu strictiori*, wird dann aber im weiteren Verlaufe gegen das *Cerebellum* und den *Pons* zu ebenso breit und noch breiter als der *Fasciculus lateralis*. Erst

im 6. Monate verliert dieser Strang sein hinteres spitzes Ende und zieht sich neben dem *Gracilis* weiter herab. Von diesem Augenblicke an wird erst der *Fasciculus lateralis* deutlich, über dessen morphologische Entwicklung nichts weiter zu sagen ist.

Spätere Schicksale der *Membrana obturatoria ventriculi IV.*

Von der *Membrana obturatoria Ventriculi IV.* war schon früher die Rede und will ich daher hier noch anführen, wie dieselbe später sich gestaltet. Soweit dieses Gebilde aus Nervenmasse besteht, zerfällt es in folgende Theile:

1) in einen vor der *Clava* und derselben parallel verlaufenden Saum, der wie aus der Tiefe des *Calamus scriptorius* heraus kommt und nach Wegnahme der *Tela chorioidea inferior* wie einen vorderen freien Rand besitzt. Dies ist der spätere *Obex* und die *Ala pontis* Reichert *Ponticulus* Henle).

2) in eine durch Umknickung dieser Lamelle nach der Medianebene zu entstandene Deckplatte des vorderen Theiles des *Calamus scriptorius*, die jedoch in der Mitte nur häutig ist und in der sogenannten *Ligula* oder dem *Velum medullare inferius* von Henle mehr weniger ausgebildet auch später gefunden wird.

Fig. 348.

3) Durch seitliche Umbeugung der lateralen Theile dieser Deckplatte entsteht der *Gyrus chorioideus inferior*, der dann wiederum in den *Gyrus chorioides superior* sich umschlägt, zwischen welchen die *Pia* ins Innere dringt und, nur von dem Epithel der Medullarplatte bedeckt, den *Plexus ventriculi IV* erzeugt. Der *Gyrus chorioideus inferior* geht in keine bleibenden nervösen Theile über, wogegen der *Gyrus superior*, wie schon früher bemerkt wurde, zum *Velum medullare posterius* und zur Flocke sich ausbildet. Dieses *Velum* ist anfänglich eine sehr breite und eigenthümlich ausgehöhlte Platte nach Ablösung der *Pia* mit freiem hinterem Rande Fig. 347), dessen spätere Umbildungen noch zu verfolgen sind.

§ 38.

Letzte Ausbildung des Cerebrum, Fornix, Corpus callosum, Windungen.

Die Hemisphären des grossen Hirns stehen beim Menschen und den Säugethieren während einer langen Zeit in keiner andern Verbindung

Fig. 348. Ansicht des hinteren Theiles des Gehirns eines 4 Monate alten, 4″ 4½‴ langen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. Erklärung auf S. 540.

untereinander, als vorn im Grunde der grossen Hirnspalte durch die schon früher beschriebene Schlussplatte oder Vereinigungsplatte (Figg. 333, 349 *c*), welche die unmittelbare Fortsetzung der Deckplatte des 3. Ventrikels ist, jedoch von dem Augenblicke an als eine besondere Bildung erscheint, wo die genannte Deckplatte zum Epithel der *Tela chorioidea superior* sich ausbildet. Am oberen Ende dieser Schlussplatte dicht hinter dem *Foramen Monroi* beginnt auch die Einsenkung der Pia in die Höhle der Hemisphären, welche den *Plexus chorioideus lateralis* erzeugt. Denkt man sich nun diesen *Plexus* mit dem ihn überziehenden Epithel einem Abkömmlinge der früher hier befindlichen Hemisphärenwand weggenommen, so erhält jede Hemisphäre eine grosse quere Spalte, die sogenannte Querspalte des Hirns, und wenn dann auch die *Tela chorioidea superior* und die Fortsetzung ihrer bindegewebigen Lage in die des *Plexus lateralis* entfernt wird, so steht der dritte Ventrikel nicht nur am *Foramen Monroi*, sondern längs der ganzen oberen Fläche des Sehhügels mit dem Seitenventrikel in Verbindung (Fig. 349). Diese Spalte, die allerdings benannt zu werden verdient, da in dieser Gegend im ausgebildeten Gehirn keine Nervenmasse sich vorfindet, wird im embryonalen Hirn vorn begrenzt durch die Schlussplatte der Hemisphären (Fig. 349 *d b*), unten vom Sehhügel und oben durch den unmittelbar über dem *Plexus chorioideus lateralis* gelegenen Theil der Hemisphäreninnenwand, der durch eine Furche (Bogenfurche, Arnold, *Fissura hippocampi*, Huxley, Ammonsfurche, Mihalkovics von den oberen Theilen dieser Wand geschieden ist und den sogenannten Randbogen von Schmidt (Fig. 349 *h' h''*) darstellt.

Querspalte des Cerebrum.

Fig. 349.

Fig. 349. Vier halbschematische Ansichten der medialen Fläche der Hemisphäre zur Darstellung der Entwicklung derselben nach Fr. Schmidt. 1 von der 6. Woche; 2 von der 8. Woche; 3 von der 10. Woche; 4 von der 16. Woche. *a Fissura transversa cerebri; b Lamina terminalis; c* Schnittfläche zwischen Seh- und Streifenhügel; *d* Oberes Ende der Schlussplatte der Hemisphären; *e Lobus inferior; i Stria cornea; n Bulbus olfactorius; ff''* Längsfurche (Schmidt), deren hinterer Theil *f'* der *Sulcus parieto-occipitalis* ist; *h* Randbogen; *h'* äusserer Randbogen; *h'' h'''* innerer Randbogen (*Fornix* und *Septum pellucidum*); *g* Balken; *k Commissura anterior.*

Randbogen. Eine besondere Beachtung verdient unter diesen Theilen der Randbogen. Derselbe stellt wie eine zarte bogenförmige Windung dar und verläuft anfänglich wie der hintere Theil der Querfurche fast ganz gerade nach hinten, krümmt sich dann aber mit der Entwicklung des Unterlappens bogenförmig nach unten und zerfällt zugleich durch eine nach und nach von vorn nach hinten in ihm sich entwickelnde Längsfurche in zwei Bogen: einen unteren (*h''*), die Querspalte begrenzenden und einen oberen (*h'*), von denen der erstere oder der untere Randbogen in die Schlussplatte der Hemisphären sich fortsetzt.

Die im Vorigen besprochenen Theile nun, die Schlussplatte und der Randbogen stehen in genauester Beziehung zur Bildung des *Fornix* und hängen auch mit der Entwicklung des Balkens und des *Septum pellucidum* zusammen. Aus der Schlussplatte nämlich entsteht, indem dieselbe nach vorn zu sich verdickt und senkrecht aufsteigende Fasern entwickelt, die von beiden Seiten her aneinander sich legen, der vordere und mittlere Theil des Gewölbes, während aus dem unteren Randbogen die *Crura posteriora fornicis* am Ammonshorn sich entwickeln. Der Balken und das *Septum pellucidum* entsteht dadurch, dass vor der Schlussplatte und vor dem Monroi'schen Loche die medianen Wandungen der beiden Hemisphären in einer gewissen Ausdehnung verwachsen. Quere aus beiden Hemisphären hervortretende Fasermassen vereinen sich zum Balken; während unterhalb desselben die Verwachsung nur in einer schmalen Zone eintritt, die vom vorderen Ende des Balkens bis zur *Lamina terminalis* oder dem Ende der Schlussplatte reicht. Das zwischen dieser Linie, die als dem Rostrum des späteren Balkens entsprechend jetzt schon so heissen kann, dem Balken und der Schlussplatte der Hemisphären gelegene dreieckige Feld, ist das *Septum pellucidum*, welches beim Menschen für gewöhnlich nicht mit dem der anderen Seite verwächst und somit eine Spalte einschliesst, den sogenannten *Ventriculus*

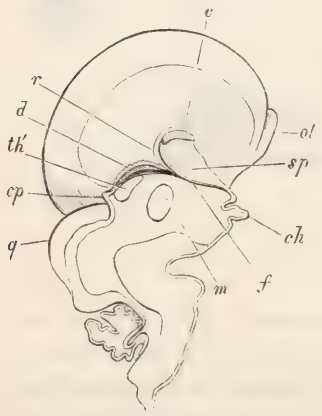


Fig. 350.

Fig. 350. Gehirn eines Schafembryo, sagittal halbirt. Vergr. 2mal. *ol Olfactorius; sp Septum pellucidum; c Corpus callosum; r* Randbogen; *d* Deckplatte des 3. Ventrikels; *m Commissura mollis; ch Chiasma; f Columnae fornicis*, dahinter das *Foramen Monroi; th' Stria medullaris thalami optici*; *cp Commissura posterior; q* Vierhügel mit noch weitem *Aquaeductus*.

septi, der dem Gesagten zufolge nichts als ein abgesackter Theil der früheren medialen Wand der Hemisphäre ist.

Balken und Fornix beim Schafe.

Zur genaueren Darlegung der eben geschilderten Vorgänge lege ich zunächst einige Abbildungen von Säugethieren vor. Während im Stadium der Fig. 340 beim Schafe die beiden Hemisphären nur durch die Schlussplatte vereinigt sind, finden wir bei weiterer Entwicklung die Verhältnisse der Fig. 350. Hier ist der Balken *c* bereits gebildet und als kleine längliche Verbindungsplatte in einer von der späteren sehr abweichenden Stellung aber mit deutlicher Querfaserung wahrzunehmen. Ausser durch denselben sind die Hemisphären auch noch weiter abwärts

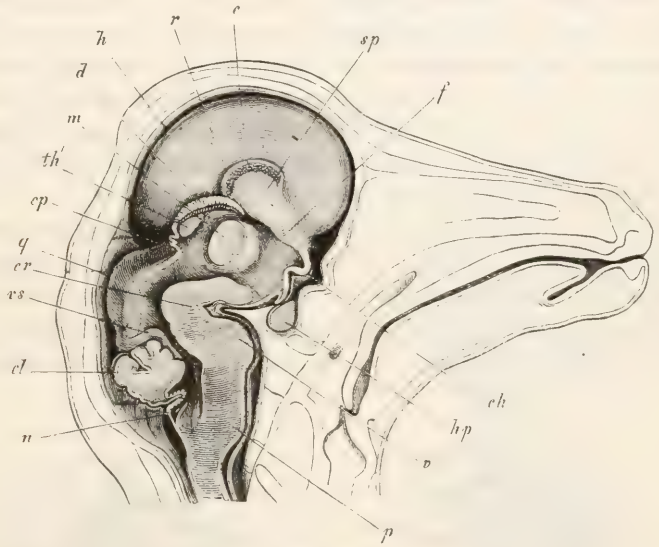


Fig. 351.

mit einer dreieckigen Fläche *s p* verwachsen, welche nach hinten durch die Schlussplatte der Hemisphären *f* und vorn durch eine vom vorderen Ende des Balkens zum unteren Ende der Schlussplatte verlaufende Linie, die Rostrallinie, begrenzt wird. In diesem ganzen Felde sind die beiden

Fig. 351. Kopf eines Schafembryo, sagittal halbirt. Vergr. 2. *sp Septum pellucidum; c Corpus callosum; r* Randbogen; *d* Deckplatte des 3. Ventrikels (*Tela chorioidea superior*; *m Commissura mollis*; *h* Hemisphäre des Gehirns; *f Columna fornicis* mit *Foramen Monroi* da, wo das Säulchen an die Deckplatte angrenzt; *th' Stria medullaris* des *Thalamus opticus*; *cp Commissura posterior* mit dem Stiel der *Glandula pinealis* davor; *q* Vierhügel; *vs Velum medullare superius*; *cl Cerebellum*; *n* Decke des Nachhirns oder *Membrana obturatoria ventriculi quarti* mit dem *Plexus*; *p* Pyramiden; *v* Varolsbrücke; *cr* Crus cerebri; *hp* Hypophysis mit Infundibulum; *ch* Chiasma.

Halbkugeln, so scheint es, verschmolzen mit Ausnahme der unmittelbar unter dem Balken gelegenen Theile. Vom Randbogen ist in Fig. 350 nur der Anfang bei *r* zu sehen und der Rest durch die übrigen Hirntheile bedeckt. Von einer *Commissura anterior* war an diesem Hirne mit der Loupe noch nichts zu erkennen, wogegen die *Commissura media*, die durch eine Verwachsung des Sehhügels entsteht, bereits gut ausgeprägt war.

Bei einem etwas älteren Schafembryo (Fig. 351) ist die rasche Zunahme von Balken und *Commissura media* deutlich und war der erstere bereits so lang, dass er bis an die *Tela chorioidea superior* (*d*) und sogar etwas über dieselbe herüber ragte. Um den Balken herum zog eine zarte Windung, der Randbogen, mit welchem hinter demselben die Schlussplatte der Hemisphären sich verband, die nun bereits als *Fornix* (*Columnae* und *Corpus*) anzusprechen war, indem dieselbe vor dem Monroi'schen Loche und unterhalb desselben deutlich aus zwei Strängen, den *Columnae*, bestand. Die *Commissura anterior* war jetzt gebildet, aber noch nicht scharf ausgeprägt.

Bei älteren Schafembryonen rückt der Balken, indem er einfach sich ausdehnt, immer weiter nach hinten, so dass er bei Embryonen mit einer Kopflänge von 8,9 cm den *Thalamus opticus* und die *Tela chorioidea* ganz bedeckt und 1,7 cm in der Länge beträgt, womit dann Verhältnisse gegeben sind, die von den späteren nicht wesentlich abweichen.

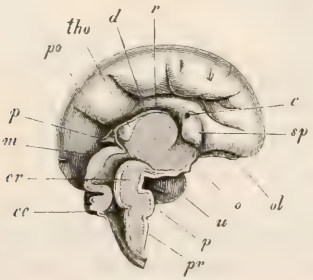


Fig. 352.

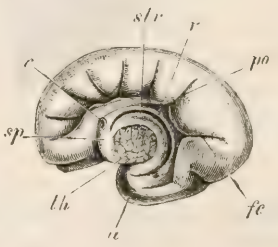


Fig. 353.

Balken und Fornix beim Menschen.

Vom Menschen wähle ich als Ausgangspunct ein Stadium, wie es Schmidt vor Jahren dargestellt hat.

Fig. 352. Gehirn eines menschlichen Embryo von 4 Monaten. Natürliche Grösse. *pr* Pyramiden; *p Pons*; *cr Crus cerebri*; *o* Boden des 3. Ventrikels in der Gegend des Chiasma; *u Lobus inferior*; *ol Lobus olfactorius*; *sp Septum pellucidum*; *c Corpus callosum*; *r* Randbogen; *d* Deckplatte des 3. Ventrikels (Epithel der *Tela chorioidea superior*); *tho Stria medullaris thalami optici*; *po Sulcus parieto-occipitalis*; *p Glandula pinealis*; *m* Mittelhirn Vierhügel; *cc Cerebellum*.

Fig. 353. Die andere Seite desselben Gehirns nach Wegnahme aller hinteren Theile mit Inbegriff des *Thalamus opticus*. Natürliche Grösse. *th* Schnittfläche der

In Figur 353 zeigt die mediale Wand der Hemisphäre fast genau die schon von Schmidt (Fig. 349) dargestellten Furchen und Abtheilungen und zwar einmal den Randbogen *r* und die Bogenfurche (*Sulcus hippocampi*), die in Fig. 352 bei *r* in ihrer ganzen Länge sichtbar sind. Der Randbogen verbreitert sich vorn und schliesst dort den noch sehr unentwickelten Balken *c* ein. Von dieser Stelle an zieht sich ein schmales dreieckiges Feld *sp* bis zur Basis des Hirns herab, das hinten von der Schlussplatte der Hemisphären oder der Anlage des *Fornix* und vorn von einer Fortsetzung des über dem Balken gelegenen Theiles des Randbogens begrenzt wird. Dieses ist das annoch sehr kleine Feld des *Septum pellucidum*, welches jedoch in diesem Stadium noch nicht ringsherum abgeschlossen, vielmehr vorn noch offen ist. Bemerkenswerth sind an diesem Gehirne noch die *Parieto-occipital*-Furche Ecker, (*po*), die den Hinterhauptlappen von vorn begrenzt und der *Sulcus calcarinus* Huxley (*cl*), welcher innen den *Calcar avis* bedingt und mit der ersten Furche die Zwickel, *Cuneus*, begrenzt. Von einer *Commissura mollis* war an diesem Gehirn nichts Sicheres zu sehen, dagegen war die *Commissura anterior* bereits da.

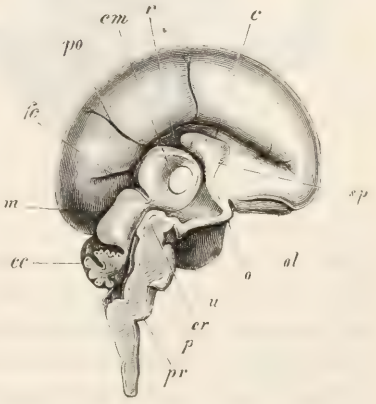


Fig. 354.

Ein etwas älteres Gehirn (Fig. 354) zeigt den Balken bereits ganz gut ausgeprägt und Knie, Wulst und Rostrum deutlich, obwohl derselbe den Sehhügel noch nicht bedeckt, ein vollgültiger Beweis auch für den Menschen, dass der Balken gleich *in toto* angelegt wird und später nur in die Länge wächst, nicht aber an den Enden neue Theile ansetzt. Nunmehr ist auch das *Septum pellucidum*

lateralen Grenze des *Thalamus*; *str Corpus striatum*. Zwischen diesem und *r* dem Randbogen die durch Entfernung des *Plexus lateralis* eröffnete grosse Querspalte des Gehirns. Ueber dem Randbogen erscheint hinter dem Balken *c* am Deutlichsten die Bogenfurche *Sulcus hippocampi* mit einer Windung darüber, dem oberen Randbogen. *po Sulcus parieto-occipitalis*; *fc Fissura calcarina*; *sp Septum pellucidum*; *c Corpus callosum*; *u* Unterlappen.

Fig. 354. Gehirn eines menschlichen Embryo des 5. Monates in natürlicher Grösse. *pr* Pyramiden; *p Pons*; *cr Crus cerebri*; *u* Unterlappen; *o Chiasma optici*; *ol Lobus olfactorius*; *sp Septum pellucidum*; *c Corpus callosum*; *r* Randbogen; *cm Commissura mollis*; *po Sulcus parieto-occipitalis*; *fc Fissura calcarina*; *m* Mittelhirn; *cc Cerebellum*.

ringsherum eingefasst und die Höhle desselben gebildet. *Septum* und *Fornix* auch bedeutend länger als früher. Von den übrigen Verhältnissen bemerke ich nur, dass jetzt eine *Commissura media* vorhanden ist.

Weiter nimmt das Gehirn die Verhältnisse an, die die Fig. 355 wiedergibt, und zeichnen sich diese und die späteren Stadien durch Folgendes aus. Einmal wächst der Balken immer weiter nach hinten und zieht sich mit demselben auch das *Septum pellucidum* und der *Fornix* immer mehr in die Länge. Vergleicht man das Stadium der Fig. 355 mit denjenigen der Figuren 353 und 354, so wird klar, dass, ebenso wie die kleine Anlage des Balkens in Fig. 353 den ganzen Balken in sich enthält, so auch die Schlussplatte dieses Stadiums und das winzige *Septum* das gesammte Gewölbe mit Ausnahme des *Limbus cornu ammonis* und das ganze *Septum* liefern. Mit anderen Worten geht Alles, was vom Gewölbe an der unteren Fläche des Balkens haftet, somit auch der Körper und die Anfänge der *Crura posteriora*, die die *Lyra* oder das *Psalterium* zwischen sich fassen, aus der Schlussplatte der Hemisphären hervor und kann somit beim *Fornix* von einer Bildung desselben durch Verwachsung nicht in derselben Weise die Rede sein, wie beim Balken und der *Commissura media*. Meiner Meinung nach entsteht der *Fornix* durch eine doppelte Wucherung der Schlussplatte der Hemisphären an ihrer vorderen Seite, welche aus longitudinalen Faserzügen gebildete Wucherungen später an einander zu liegen kommen und verschmelzen.

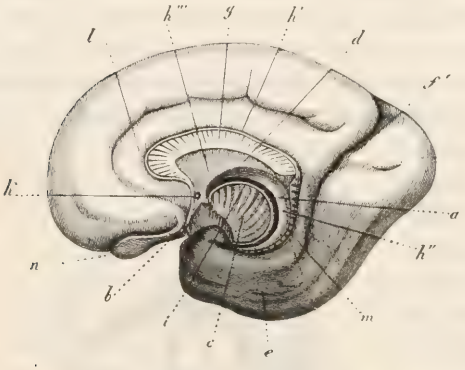


Fig. 355.

Mit Bezug auf das *Septum pellucidum* ist weiter zu bemerken, dass dasselbe ursprünglich bis zum Balkenwulst reicht und lange Zeit in

Fig. 355. Innenfläche der rechten Hemisphäre des grossen Hirns eines 6monatlichen menschlichen Embryo nach Schmidt. *a Fissura transversa cerebri; b Lamina terminalis; c* Durchschnittsfläche zwischen Seh- und Streifenhügel; *d* Schlussplatte oder Vereinigungsplatten der Hemisphären, hier Fornix; *e Lobus inferior; i Stria cornea; n Bulbus olfactorius; f' Sulcus parieto-occipitalis; h'* äusserer Theil des Randbogens; *h''* hinterer Abschnitt des inneren Randbogens *(Limbus cornu ammonis); h'''* vorderer Abschnitt desselben *(Columnae fornicis* und *Septum pellucidum); g* Balken; *k Commissura anterior; l Gyrus cinguli; m Gyrus hippocampi.*

dieser Ausdehnung sich erhält, was dann auch bedingt, dass der *Ventriculus septi* in früherer Zeit eine relativ viel grössere Ausdehnung hat als später und bis zum *Splenium* geht (Fig. 355). Später wächst vor Allem der Balkenwulst in die Länge, und in dieser Zeit erst treten dann die Anfänge der *Crura posteriora fornicis* und die Lyra hervor (s. bei Reichert l. i. c. Taf. XI. Figg. 38, 39, 40, bei Mihalkovics Taf. III Fig. 28). Im Uebrigen ist die Ausdehnung der Stelle des *Fornix*, die mit dem Balken unmittelbar verwachsen ist und, was hiermit im Zusammenhang steht, die Erstreckung des *Ventriculus septi* nach hinten ungemein verschieden und gibt es selbst beim Erwachsenen Fälle, in denen der *Ventriculus septi* weit nach hinten in den *Fornix* reicht, ja selbst bis zum *Splenium* geht (sogenannter *Ventriculus fornicis* oder von *Strambio*), und der *Fornix* am Körper mit dem Balken gar nicht zusammenhängt.

Indem der Balken rückwärts sich ausdehnt, schiebt er sich gewissermassen immer mehr in den Randbogen ein, welchem Vorgange die Bildung der von Schmidt gesehenen Furche vorangeht, die bald wie der Randbogen selbst bis zur Spitze des Unterlappens (zum *Uncus*) sich erstreckt. Aus dem unteren Theile des Randbogens wird, wie wir schon wissen, der *Fornix* von den Säulchen an und erübrigt nur noch die Schicksale des oberen Randbogens zu erwähnen. Derselbe kommt, sobald der Balken vorgetreten ist, an die obere Seite desselben zu liegen und wandelt sich später in die *Stria alba Lancisi* und die *Stria obtecta* des Balkens und in die *Fascia dentata* des Ammonshorns um, welche letztere beim Menschen schon im 5. Monate deutlich wird.

Commissura anterior.

Die Entwicklung der *Commissura anterior* ist noch nicht hinreichend untersucht, doch kann ich soviel angeben, dass die Schlussplatte der Hemisphären, in der dieselbe ebenso wie der vordere Theil des *Fornix* sich entwickelt, nicht nur ursprünglich, sondern auch später beim Kaninchen längere Zeit hindurch keine Nervenfasern enthält, während solche schon lange im *Thalamus* und *Corpus striatum* sich finden. Somit ist wohl sehr wahrscheinlich, dass die genannten Commissurenfasern aus den Hemisphären in die Schlussplatte hineinwachsen. Uebrigens entsteht möglicherweise die *Commissura anterior* gar nicht aus der Schlussplatte, sondern gleichzeitig mit der Bildung des *Septum* vor derselben und in diesem Falle wäre dieselbe noch entschiedener durch eine Verwachsung von Fasern beider Hemisphären zu erklären.

Lappen des Grosshirns.

Die Entwicklung der grossen Lappen des Gehirns anlangend, so stelle ich die Bemerkung voran, dass das Gehirn des Menschen überhaupt gar keine gut geschiedenen Lappen enthält mit Ausnahme der *Lobi olfactorii*. Es ist mithin einfach Convenienzsache, welche von den mehr weniger getrennten Theilen man als Lappen bezeichnen will.

Unter den erheblichen Trennungen, die am Gehirn vorkommen, verdient die früh auftretende Scheidung zwischen dem Vorderlappen und Unterlappen, wie sie durch die *Fossa Sylvii* gegeben wird, alle Beachtung.

Fossa Sylvii.

Im 3. Monate (Fig. 356 und 317) ist diese Furche bereits ganz deutlich und schon am Gehirn des zweimonatlichen Embryo (Fig. 313) lässt sich dieselbe an einer kleinen Depression an der unteren Seite der hervorsprossenden Hemisphären erkennen. Die Stelle des Auftretens dieser Grube entspricht der Gegend, wo innen der Streifenhügel sich bildet und sprechen die weiteren Veränderungen für die Annahme, dass die Wand der Hemisphärenblase in der Gegend des Streifenhügels mehr nach innen wuchert, um denselben herum dagegen einfach in der Fläche sich vergrössert. So erklärt sich das immer stärkere wulstartige Vortreten der die Sylvi'sche Grube umgebenden Hirntheile, sowie die Umformung der anfänglich senkrecht stehenden Furche in eine birnförmige Vertiefung, die die Gestalt des *Corpus striatum* wiederholt. Vom 7. Monate an schliesst sich die Furche (Fig. 359) durch die Bildung des Operculum (Siehe auch Ecker, Taf. II Figg. 2, 7, Taf. III Fig. 2, Taf. IV Fig. 3, Mihalkovics Taf. III Fig. 26) und erst am Ende des Fötallebens treten die Windungen der Insel deutlich hervor.

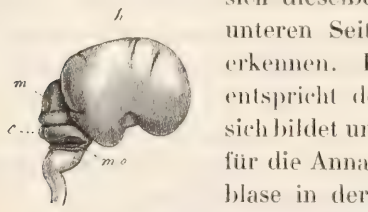


Fig. 356.

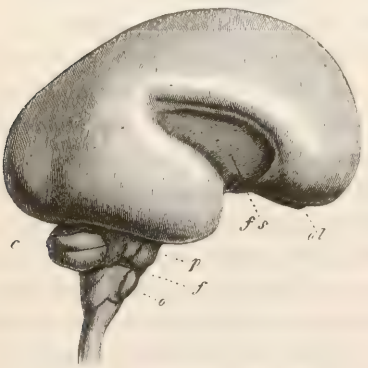


Fig. 357.

Fissura parieto-occipitalis

Wohl eben so früh, wie die Scheidung von Stirn- und Schläfenlappen durch die *Fossa Sylvii* entsteht auch eine Abgrenzung des Hinterhauptlappens durch die *Fissura parieto-occipitalis* (Figg. 353—355). Dieselbe wird auf jeden Fall im 3. Monate deutlich (Schmidt zeichnet dieselbe sogar schon in der 8. Woche) und ist vom 4. Monate an sehr

Fig. 356. Gehirn eines 3monatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Grösse. *h* Hemisphäre des grossen Hirns, an der schon alle Lappen und breit und kurz auch die *Fossa Sylvii* deutlich ist. *m* Mittelhirn; *c Cerebellum*; *m o* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*, die als bogenförmige Leiste vom kleinen Hirn auf die *Medulla oblongata* übergeht.

Fig. 357. Gehirn eines 6monatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. *o l Bulbus olfactorius*; *f s Fossa Sylvii*; *c Cerebellum*; *p Pons Varoli*; *f Flocculus*; *o Oliva*.

ausgeprägt, doch trennt dieselbe, auch wenn sie ganz ausgebildet ist, bekanntlich den Hinterhauptstheil des Gehirns nur an der medialen und in etwas an der oberen Fläche.

Lobus olfactorius.

Ein eigenthümlicher Lappen des Gehirns ist der *Lobus olfactorius* vor Allem dadurch, dass derselbe durch ein Auswachsen der unteren Wand der Hemisphären entsteht. Bei vielen Säugern erreicht dieser Lappen eine ansehnliche Grösse und behält dieselbe auch zeitlebens bei, ebenso wie die ursprünglich in ihm befindliche Höhle, die eine Abzweigung des *Cornu anterius ventriculi lateralis* ist. Beim Menschen ist der Riechlappen anfänglich gross und stellt bei 3—5monatlichen Embryonen ein breites kolbenförmiges Gebilde dar, das an der unteren Seite des Vorderlappens dicht neben der Mittellinie seine Lage hat. In der Gegend der *Lamina terminalis* angelangt, biegt sich der Riechlappen unter rechtem Winkel um und verläuft, sich verbreiternd und sich abflachend, in die Sylvi'sche Grube, woselbst er im Boden der Grube und auch am vorderen Ende des Unterlappens sich verliert. Von diesen Theilen wird der sagittal verlaufende, der anfänglich wie bei Säugern eine Höhle enthält, im Laufe der Zeit relativ immer kleiner und gestaltet sich schliesslich zum *Bulbus* und *Tractus olfactorius*, während aus dem transversalen Abschnitte und aus der Umbiegungsstelle die sogenannten Wurzeln des Riechnerven sich entwickeln.

Windungen des Cerebrum.

Die Hirnwindungen anlangend, so habe ich schon vor vielen Jahren in der ersten Auflage dieses Werkes S. 223 flg. am embryonalen Gehirne zweierlei Windungen unterschieden, erstens solche, die Faltungen der dünnen Wandungen der Hemisphären ihren Ursprung verdanken, und zweitens andere, die einfach durch Wucherungen der Oberfläche der Hemisphären entstehen. Die ersten nannte ich

Primitive Windungen.

primitive Windungen und unterschied dieselben weiter in bleibende und vergängliche; die zweiten hiess ich bleibende Windungen, welchen Namen ich jetzt mit der Bezeichnung

Secundäre Windungen.

secundäre Windungen vertausche. Dem entsprechend kann man auch die Furchen als primitive und secundäre, oder wie His vorschlägt, als »Total- und Rindenfurchen« bezeichnen.

Primitive Windungen und Furchen.

Die primitiven Furchen und Windungen Fig. 316, 352 entwickeln sich im dritten Monate jedoch in verschiedener Mächtigkeit in verschiedenen Gehirnen, erreichen im 4. Monate ihre grösste Entwicklung und verschwinden im 5. Monate wieder, mit Ausnahme gewisser Züge, die noch besonders werden erwähnt werden, so dass im 6. Monate die äussere Hirnoberfläche wieder vollkommen glatt ist. Alle diese Windungen beruhen auf Faltenbildungen der Hemisphärenblase und entspricht jeder äusseren Furche eine innere Windung und umgekehrt, und was ihre Entstehung

anlangt, so beruhen dieselben offenbar darauf, dass in einer gewissen Zeit die Hemisphären stärker in die Fläche wachsen als die Schädelkapsel. Eine besondere Stellung unter den primitiven Furchen und Windungen nehmen diejenigen ein, welche sich erhalten, die ich die *Gyri et Sulci primitivi permanentes* heisse. Zu denselben gehören:

Gyri et Sulci primitivi permanentes.

a) die Bogenfurche oder Ammonsfurche (*Sulcus hippocampi*, Fig. 349 zwischen h', h' und h'' h'''), welche im Hirne des 3monatlichen Fötus von der Gegend des eben entstehenden Balkens zur Spitze des Unterlappens reicht und inwendig die Wölbung des Ammonshornsbedingt;

b) der *Sulcus parieto-occipitalis* oder die senkrechte Hinterhauptsfurche (Figg. 352, 354, 355 p. o);

c) der *Sulcus calcarinus*, der die Wölbung der Vogelsklaue im Hinterhirn erzeugt (Figg. 352, 353 f. c.).

d) In gewisser Beziehung lässt sich auch die Sylvi'sche Furche zu den bleibenden primitiven Furchen zählen, doch entspricht derselben innen, wie wir schon sahen, keine einfache Falte, sondern eine Wucherung.

e) Zu diesen Windungen kann man auch mit Mihalkovics die seitliche Adergeflechtsfalte zählen, deren Epithel, wie wir sahen, aus einem Theile der medialen Hemisphärenwand hervorgeht, und zeigt diese eigenthümliche Einstülpung deutlich, welchen Einfluss Wucherungen der Hirnhäute auf die Bildung primitiver Falten haben können.

Secundäre Windungen.

Die secundären Windungen oder die Wülste der Oberfläche des Gehirns oder die Rindenwülste treten nicht vor dem Ende des 5. oder dem 6. Monate auf und beruhen auf partiellen Vorwölbungen der oberflächlichen Hemisphärenlagen, an denen graue und weisse Substanz gleichmässig sich betheiligt. Die genaueren Vorgänge bei diesen Oberflächenwölbungen sind unbekannt und hat man bei Prüfung dieser Frage folgende Möglichkeiten ins Auge zu fassen:

Art der Entstehung der secundären Windungen.

1) Könnte der Hauptgrund der Erscheinung in Wachsthumseigenthümlichkeiten des Gehirns selbst begründet sein und liegt es vor Allem nahe daran zu denken, dass die verschiedenen Theile der Hemisphärenoberfläche ein verschieden intensives Wachsthum entwickeln, so dass, während die einen stark wuchern (Windungen), die andern (Furchen) im Wachsthume zurückbleiben. Oder es könnte die gesammte Hirnoberfläche rascher in der Fläche sich ausdehnen als der Schädel und aus diesem Grunde an der Oberfläche sich falten, bei welcher Auffassung bei stärker gefurchten Gegenden eine grössere Wachsthumsintensität oder grössere Hindernisse für das Wachsthum anzunehmen wären als bei andern (Man vergl. Henle, Anatomie III S. 158 und Meynert in Anzeig. d.

Ges. d. Aerzte in Wien 1876 No. 29, der behauptet, dass bei dolichocephalen Schädeln von Thieren mehr die Längsfurchen, bei brachycephalen mehr die Querfurchen entwickelt seien. . Bei dieser letzteren Auffassung wären die Furchen, abgesehen von ihrer Zahl und Tiefe, und ebenso die Windungen mehr zufällige Bildungen, bei der ersteren würde dagegen jede Furche einer Stelle geringerer Wachsthumsenergie und jede Windung einer solchen grösserer Intensität entsprechen.

2) Eine zweite Möglichkeit der Herleitung der Furchen und Windungen ist die, dieselben von Einwirkungen abhängig zu machen, die von aussen auf das gleichmässig wachsende Gehirn statt haben. Hierbei könnte man mit Reichert an Druckwirkungen von Seiten der Arterien denken oder an solche von Seiten der Venen der Hirnoberfläche oder an besondere Wachsthumsenergien der *Pia mater* bei der Entwicklung der in die Hirnfurchen eindringenden Fortsätze derselben.

3) Endlich könnten auch beide sub 1 und 2 erwähnten Momente sich vereinen, um eine Gesammtwirkung zu erzielen und z. B. besondere Wachsthumsenergien gewisser Stellen der Hirnoberfläche mit Druckwirkungen von Seiten der Gefässe oder stärkeren Wucherungen gewisser Theile der Hirnhäute zusammenfallen.

Eine Entscheidung zwischen diesen verschiedenen Möglichkeiten zu treffen ist sehr schwer, ja vielleicht für einmal als unmöglich zu bezeichnen. Nichts destoweniger erlaube ich mir bei der Wichtigkeit der Frage einige Erwägungen zu weiterer Prüfung vorzulegen. In erster Linie möchte ich betonen, dass in allen Fällen, in denen es sich um die Erklärung der Entstehung organischer Formen handelt, die erste und natürlichste Frage die ist und sein muss, ob die Gestaltung aus inneren Vorgängen des betreffenden Gebildes herzuleiten sei. Wie der Botaniker beim Studium der Gestaltungen der Axen und Blätter nach den verschiedenen Formen der Zellenvermehrung in diesen Theilen forscht und aus denselben alle morphologischen Verschiedenheiten ableitet, so hat auch der Zoologe bei der Erforschung der Formen der thierischen Organe, eines Knochens, einer Drüse z. B., vor Allem auf die inneren elementären Erscheinungen in diesen Theilen sein Augenmerk zu richten, ohne jedoch der Möglichkeit sich abzuwenden, dass auch äussere Momente bei der Formbildung in Wirkung treten. Beim Gehirn werden wir somit von diesem Gesichtspuncte aus vor allen andern die Frage aufwerfen, ob seine eigenthümliche Oberflächengestaltung nicht von Besonderheiten des innern Wachsthums herrühre und erst bei der Unmöglichkeit auf diesem Wege weiter zu kommen, nach anderen Factoren uns umsehen.

Ich glaube nun in der That, dass wir vorläufig keinen Grund haben anzunehmen, dass auf dem angedeuteten Wege kein Ergebniss zu erzielen sei. Wenn man erwägt, dass je länger je mehr sich herausstellt, dass die verschiedenen Stellen der Hirnoberfläche nichts weniger als physiologisch gleichwerthig sind, und ferner bedenkt, dass, wie weiter unten besprochen werden wird, die Entwicklung der Hirnfaserung einen ganz bestimmten Gang geht und, was die Hemisphären anlangt, vom Streifenhügel aus gegen die Seitentheile und die Decke sich ausbreitet, so wird es gewiss nicht als unmöglich bezeichnet werden können, dass bei der Gestaltung der Hirnoberfläche verschiedene Wachsthumsintensitäten der einzelnen Regionen eine Hauptrolle spielen. Wenn wir finden, dass die Centralfurche und die vordere und hintere Centralwindung so früh und in so beständiger Lagerung auftreten, werden wir daraus schliessen dürfen, dass die weisse und graue Substanz der beiden Centralwindungen ein rascheres Wachsthum oder eine raschere innere Entwicklung besitzt als die umgebenden Theile. Und wenn später die Parietal- und Occipitalgegend schneller mit Furchen und Windungen sich besetzt als die Frontalgegend und der Unterlappen, und dieser wieder rascher als die Sylvi'sche Grube, so wird wohl der nämliche Schluss auch nicht ungerechtfertigt sein. Wenn der Verlauf der Arterien oder Venen auf die Bildung der Furchen von Einfluss wäre, so müssten dieselben doch wohl an ganz andern Orten, wie z. B. in der Sylvi'schen Grube, neben der Längsspalte u. s. w., mit einem Worte da, wo die grossen Stämme der Gefässe liegen, auftreten und nicht so vereinzelt und über die ganze Oberfläche verbreitet, wie dies der Fall ist.

Nicht unwichtig erscheint mir ferner in dieser Frage auch das Verhalten des kleinen Gehirns, dessen Windungen den secundären Windungen des grossen Gehirns entsprechen. Einmal stehen hier die Windungen und Furchen so, dass an eine Ableitung derselben von den Gefässen noch viel weniger gedacht werden kann als beim Cerebrum. Zweitens lässt sich beim kleinen Gehirn etwas nachweisen, was beim grossen Gehirn noch nicht möglich war, dass nämlich der innere Bau des Organes, dessen Marksubstanz in Blätter sich zerlegen lässt, mit der Anordnung der äusseren Furchen und Windungen übereinstimmt. Drittens endlich zeigt das kleine Gehirn noch viel auffallender als das grosse Hirn eine bestimmte Reihenfolge im Auftreten der Windungen, so dass zuerst die Windungen des Wurmes und dann die der Hemisphären, ferner die der oberen Fläche früher als die der unteren Fläche, endlich überall die Hauptwindungen in erster Linie und die Nebenwindungen in zweiter Reihe erscheinen. Da wir nun auch wissen, dass die obere Hälfte des *Cerebellum* mit der *Medulla oblongata*, und die untere mit dem

Mittelhirn und Cerebrum in Verbindung steht, und ferner bekannt ist, dass die Hirnfaserung von der *Medulla* aus nach oben sich entwickelt, so erscheint auch das frühere Auftreten der Windungen an der oberen Fläche des Organes in gutem Einklange mit den übrigen Thatsachen.

Da bisher noch Niemand auf die grosse Regelmässigkeit im Auftreten der Windungen und Furchen des kleinen Gehirns die Aufmerksamkeit gelenkt hat, so glaubte ich dieselbe um so mehr hervorheben zu sollen, als sie eine Richtschnur für die Deutung der entsprechenden Theile des Cerebrum abgibt, die um so wichtiger ist, als beim grossen Gehirn die Verhältnisse allerdings nicht so einfach liegen. Ich bin nämlich weit entfernt die Bedeutung der Thatsache zu läugnen, dass beim ersten Auftreten der Windungen und Furchen des grossen Hirns nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch auf beiden Seiten eines und desselben Gehirns zahlreiche Variationen und Ungleichheiten sich finden. Auch verkenne ich nicht das Gewicht des Umstandes, dass es bis anhin noch nicht möglich war, die Hirnwindungen des Menschen und der höchsten Säuger auf diejenigen der niederen Säugethiere zurückzuführen, was, wenn es gelänge, auf jeden Fall sehr zu Gunsten der Annahme einer Entwicklung der *Gyri* aus innern Ursachen spräche. Nichtsdestoweniger glaube ich für einmal aus den angegebenen Gründen und vor Allem im Hinblick auf die Verhältnisse des kleinen Gehirns auch für das grosse Gehirn den bezeichneten Standpunct festhalten zu sollen, dass nämlich die Furchen und Windungen in ihren Hauptzügen besonderen Vorgängen der inneren Entwicklung und des Wachsthums des Organes ihren Ursprung verdanken, um so mehr als von diesem Standpuncte aus die Lehre von den Hirnwindungen nach allen Seiten, mit Rücksicht auf die feinere und die vergleichende Anatomie, auf Physiologie und Psychiatrik, eine raschere Förderung zu erwarten hat, als wenn man dieselben nur als den Ausdruck äusserer mechanischer Einwirkungen auffasst.

Entwicklung der secundären Furchen u. Rindenwindungen im Einzelnen.

Die Lehre von der Entwicklung der secundären Hirnwindungen im Einzelnen zu behandeln, ist nicht die Aufgabe dieses Werkes und beschränke ich mich auf die folgende kurze Darstellung, indem ich für Weiteres auf die monographischen Arbeiten über diesen Gegenstand von Reichert, Bischoff, Pansch, Mihalkovics und vor Allem von A. Ecker verweise (l. i. c.), an welchen letzteren Autor ich auch in Betreff der Nomenclatur mich halte.

Fünfter und sechster Monat.

Im 5. Fötalmonate zeigt sich gegen das Ende desselben die Centralfurche als erste secundäre Furche oder Rindenfurche (Ecker, Taf. I Fig. 10, 11), doch gibt es auch Fälle genug, in denen diese Furche erst im 6. Monate auftritt. In diesem Monate (Ecker Taf. II Fig. 1—4,

Fötus der 23. Woche) ist der *Sulcus centralis* noch nicht tief und noch nicht in seiner ganzen Länge ausgebildet. Der Stirnlappen ist fast ganz glatt mit Ausnahme einer kleinen seitlichen Furche (*Sulcus praecentralis* und *Sulcus frontalis inferior A. E.*). Am Scheitellappen findet sich oben in der Mitte eine Furche, der *Sulcus interparietalis anterior*, und weiter hinten schon zum Theil dem Occipitallappen angehörend der *Sulcus interparietalis posterior* s. *occipitalis longitudinalis superior*. Ausser dieser Furche hat der Occipitallappen auf der oberen Seite keine weitere Furche. Am Schläfenlappen ist sehr deutlich der *Sulcus temporalis superior*, der dem oberen Ende der *Fossa Sylvii* parallel läuft und die obere und mittlere Schläfenwindung in der Gegend ihrer späteren hinteren Enden scheidet.

Auf der unteren Fläche des Schläfen- und Occipitallappens sieht man den *Sulcus occipito-temporalis medialis* und schwache Andeutungen des *Sulcus temporalis inferior*. Die mediale Fläche endlich zeigt den *Sulcus calloso-marginalis*, der den *Gyrus fornicatus* von oben begrenzt. Von den Primärfurchen, dem *Sulcus parieto-occipitalis* und dem *Sulcus calcarinus*, ist aus diesem Stadium nichts zu bemerken, und was die *Fossa Sylvii* anlangt, so ist dieselbe jetzt nicht mehr soweit offen wie früher (Fig. 357), beginnt am hinteren Ende (dem hinteren Schenkel) sich zu schliessen und vorn eine kleine Ausbuchtung nach oben (den vorderen Schenkel) zu entwickeln.

Siebenter Monat. Für den wichtigen 7. Monat, in dem fast alle Hauptzüge von Furchen und Windungen auftreten, verweise ich auf die nebenstehenden Zeichnungen, die ein frisch mit Chlorzink injicirtes Gehirn eines 7monatlichen weiblichen Fötus darstellen, dann auf die Figg. 5, 6 und 7 auf Taf. II von Ecker, die etwas grössere Gehirne wiedergeben. Am Stirnlappen erscheint an der oberen Seite der *Sulcus frontalis superior f'* neben dem schon früher vorhandenen *S. fr. inferior f''*, beide rechts aus je zwei Furchen gebildet, links aus einer einzigen Furche. Somit sind jetzt die 3 Stirnwindungen F^1 F^2 F^3 zu erkennen. Weiter hinten ist die Centralfurche *c* grösser, geht aber noch nicht weit nach den Seiten herab und steht auf der linken Seite durch eine kaum merkliche Einbiegung mit dem *Sulcus frontalis superior* in Verbindung. Am Scheitellappen findet sich zuerst hinter der hinteren Centralwindung eine kleine quere Furche, die Ecker aus diesem Stadium nicht hat, wohl aber bei einem 8monatlichen Fötus zeichnet, dann der *Sulcus interparietalis anterior* (*i p*) und *posterior* (*i p'*), rechts getrennt, links verbunden, auf den Occipitallappen übergehend, der ganz hinten einen *Sulcus occipitalis transversus* (*o*) zeigt. Von oben sieht man auch das hintere Ende der *Fissura Sylvii S'*, den *Sulcus temporalis superior t'* und den *Sulcus parieto-occipitalis*.

Die seitliche Ansicht (Fig. 359) zeigt ausser einer Reihe von Furchen und Windungen, die auch von oben sichtbar waren, vor Allem die Sylvi'sche Grube (S in Form eines annähernd gleichseitigen Dreiecks mit einem langen spaltenförmigen Ausläufer nach hinten S' und einem kleinen vorderen Ausläufer S''. Am vorderen Rande der dreieckigen Grube zeigen sich auf der linken Seite deutlich zwei Einschnitte und zwei kurze Windungen, während die übrigen Ränder nichts derartiges darbieten. In der Grube selbst erscheinen zwei sehr zarte Furchen:

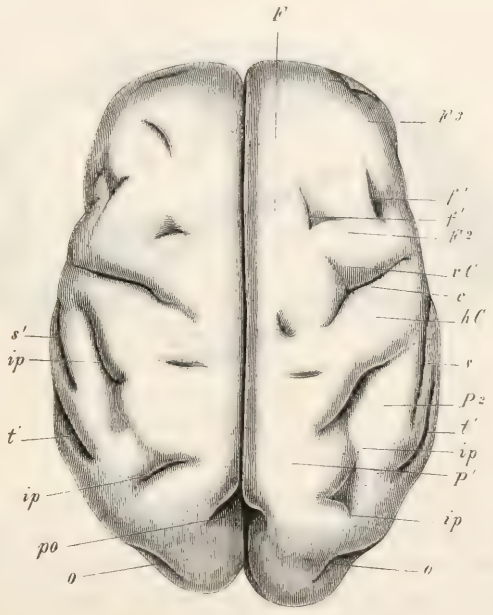


Fig. 358.

eine vordere begrenzt einen Ausläufer des *Tractus olfactorius ol*, während eine hintere Furche den grösseren Theil der Grube in schwächster Andeutung in eine vordere und hintere Abtheilung trennt. Auf der rechten Seite ist dieser *Sulcus insulae primus* sogar nach oben gabelig getheilt und damit 3 Inselwindungen angedeutet.

Fig. 358. Gehirn eines 7monatlichen weiblichen Fötus von oben in natürlicher Grösse. *c* Centralfurche; *v C*, *h C* vordere und hintere Centralwindung; F^1 F^2 F^3 Erste, zweite, dritte Frontalwindung; *f' Sulcus frontalis superi r*; *f' Sulcus frontalis inferior*; *ip*, *ip' Sulcus interparietalis anterior* und *posterior*; P^1 P^2 Erste und zweite Parietalwindung; *o Sulcus occipitalis transversus*; *po Sulcus parieto-occipitalis*; *S'* hinterer Schenkel der *Fissura Sylvii*; *t'* erste Temporalfurche.

Am Unterlappen ist der hintere Anfang der ersten Temporalfurche (t') sehr deutlich und damit auch die erste Temporalwindung T' bestimmt in Bildung begriffen. Ausserdem ist von der zweiten Temporalfurche hinten die erste Andeutung da. Endlich sieht man an der Orbitalfläche bei f^1 Andeutungen einiger 2) Furchen (*Sulci orbitales*, E..

Die untere Fläche dieses Gehirns zeigte, soweit sich die Verhältnisse ohne Wegnahme der tieferen Hirntheile erkennen liessen, nur

Fig. 359.

wenige und meist sehr zarte Furchen und Windungen. Ich hebe hervor: 1) den *Sulcus olfactorius* zur Aufnahme des sehr grossen *Bulbus* und *Tractus*, der rückwärts vor der seitlichen Umbiegung des *Tractus* gegen den vordersten Theil der *Fossa Sylvii* verlief; 2) die schwachen *Sulci orbitales* f^1, 3) den *Uncus* und den *Gyrus hippocampi* am Unterlappen, von denen der letztere lateralwärts durch eine nach hinten tiefer werdende Furche begrenzt war. Endlich erwähne ich noch eine kleine Vertiefung am hintersten Ende des Hinterlappens, die nicht mit der *Fissura calcarina* verbunden war.

Hirn des neunten Monats.

Mit Bezug auf den achten Monat auf Ecker verweisend, erwähne ich noch den neunten Monat (Ecker Taf. IV). Der Stirnlappen zeigt jetzt

Fig. 359. Das Gehirn der Fig. 358 in der seitlichen Ansicht. Buchstaben wie dort. Ausserdem: f^4 *Sulci orbitales*; *S Fossa Sylvii*: *S''* vorderer Schenkel derselben; *T'* erste Temporalwindung; *ol* Olfactorius, der rechtwinklig gebogen in den vorderen Theil der *Fossa Sylvii* ausläuft, an der noch eine mittlere zarte Furche sichtbar ist.

an der oberen Seite die drei Frontalwindungen sehr deutlich, ebenso die zwei *Sulci frontales*, von denen der erste hinten mit einer der Centralfurche parallel verlaufenden aber nicht beständigen Furche in Verbindung steht, die an den *Sulcus praecentralis* des *Sulcus frontalis inferior* erinnert. An der unteren Seite dieses Lappens sind jetzt seitlich vom *Olfactorius* und der ihn aufnehmenden Furche (die ich beiläufig gesagt für eine mechanisch entstandene halte) die *Sulci orbitales* Ecker deutlicher, so dass nun auch an dieser Seite die Fortsetzungen der drei Stirnwindungen zu erkennen sind.

Am Scheitellappen ist nun die Centralfurche mit der Centralwindung vollkommen ausgebildet. Weiter hinten kommt ein mächtiger *Sulcus interparietalis* zum Vorschein, der als *Sulcus occipitalis longitudinalis* bis in den Hinterhauptslappen sich erstreckt und auf der einen Seite Ausläufer in den *Praecuneus* und *Cuneus* abgibt. Der *Gyrus parietalis superior* zeigt links zwei Nebenwindungen, während der *Gyrus parietalis inferior* aus zwei Theilen besteht, dem *Gyrus supramarginalis*, der als Fortsetzung der hinteren Centralwindung das Ende der *Fissura Sylvii* umgibt und in die erste Temporalwindung sich fortsetzt, und einem hinteren Abschnitte, dem *Gyrus angularis*, welcher, den *Sulcus temporalis superior* umkreisend, in die zweite Temporalwindung sich fortsetzt. Zwischen den hinteren Centralwindungen erscheint am Rande der *Fissura longitudinalis superior* ein Einschnitt von dem hier zu Tage tretenden *Sulcus calloso-marginalis* herrührend, den Ecker schon vom 6. Monate an erwähnt, den ich jedoch im 7. Monate nicht vorfand.

Am Occipitallappen unterscheidet man drei Windungen und zwei Furchen, mit Bezug auf welche auf die Abbildungen von Ecker verwiesen wird. Der Schläfenlappen endlich zeigt drei seitliche und zwei untere Windungen, die durch vier *Sulci temporales* getrennt sind.

Hirn des Neugeborenen.

Bei Neugeborenen ist das Cerebrum, was seine Windungen anlangt, soviel ich finde, so ausgebildet, dass es auch bei sorgfältiger Vergleichung schwer hält zu sagen, ob dasselbe hinter dem des Erwachsenen zurücksteht oder nicht, vor Allem wenn man erwägt, wie viele Schwankungen bei diesem sich finden. Auf jeden Fall aber genügt die geringe Zahl der vorliegenden Beobachtungen und genauen Abbildungen, unter denen die neuesten von Rüdinger (l. i. c.) lobend zu erwähnen sind, noch nicht, um ganz bestimmte Schlüsse zu erlauben, und gebe ich es daher nur als den Ausdruck meiner bisherigen Erfahrungen, wenn ich sage, dass beim Neugeborenen alle Hauptwindungen und auch viele Nebenwindungen angelegt sind, und dass auf jeden Fall bei Erwachsenen Gehirne vorkommen, die nicht reicher an Windungen sind. Bei weiteren Untersuchungen wird man vor allem ein reiches Material zu be-

schaffen und dann vorzüglich auch die Nebenwindungen und die neulich von Heschl betonten Tiefenwindungen oder die Nebenwindungen in den Furchen zu beachten haben.

Unterschiede des embryonalen Hirns nach dem Geschlechte.

In Betreff des Unterschiedes der Gehirnwindungen von Embryonen und Neugeborenen nach dem Geschlechte verweise ich auf die eben citirte Arbeit von Rüdinger und bemerke nur so viel, dass die bisherigen Untersuchungen dieses Forschers allerdings zu beweisen scheinen, dass gewisse Verschiedenheiten im Auftreten der Windungen bei beiden Geschlechtern sich finden, jedoch in keiner Weise zu dem Satze berechtigen, »dass ganz verschiedene Bildungsgesetze für die Grosshirnwindungen bei beiden Geschlechtern bestehen und schon im fötalen Leben sich geltend machen.«

§ 39.

Histologische Entwicklung des Gehirns, Hirnfaserung, Hirnhäute.

Obschon es nicht in meiner Absicht liegt, auch die Entwicklung der Elementartheile und Gewebe zu besprechen, so füge ich doch noch einige Bemerkungen über die histologische Entwicklung des Gehirns bei.

Histologische Entwicklung des Gehirns.

Die Medullarplatte der Hirnblasen besteht anfänglich aus mehreren Lagen gleichmässiger verlängerter Zellen, welche bald, wie die des Markes, entschieden zu Spindelzellen sich gestalten, während zugleich die Medullarplatte sich verdickt und nun mehr einem geschichteten Epithel ähnlich wird. Dann beginnt — beim Kaninchen am 11. Tage — zuerst an der vorderen Seite des Hinterhirns die Bildung der weissen Substanz in Gestalt einer Auflagerung von feinsten kernlosen Fasern auf die äussere Oberfläche der Medullarplatte und zugleich sondert sich dieselbe in zwei Lagen, eine innere, dem vierten Ventrikel zugewendete, die ihren ursprünglichen epithelialen Charakter beibehält, und eine äussere mit mehr rundlichen Elementen, in der die ersten Anlagen der grauen Substanz nicht zu verkennen sind. Gleichzeitig mit dem Hinterhirn oder auf jeden Fall nur wenig später entwickelt auch die Gegend der späteren Hirnstiele oberflächlich weisse Substanz, von wo aus dieselbe dann rasch auf das Zwischenhirn übergeht und hier auch in das Innere eindringt. Bei Kaninchen von 16 Tagen ist schon eine mächtige Hirnstielfaserung vorhanden, welche dann von hier aus nach und nach in die Streifenhügel hineinwächst und am 18.—20. Tage auch in die

Seitenwand der Hemisphären sich verlängert und das Dach derselben erreicht. Scheinbar in der Fortsetzung dieser Fasern tritt beim Kaninchen nach dem 20. Tage auch die Balkenfaserung auf, die bis zum 23. Tage sich gut ausbildet, mit welcher Bemerkung ich jedoch nicht gemeint bin zu behaupten, dass diese Faserung keine selbständige sei.

Gleichzeitig mit dem Hineinwachsen der Fasern des Hirnschenkelfusses in den Thalamus und das *Corpus striatum* tritt auch die Faserung des Tegmentum auf, die ebenfalls zuerst am Hinterhirn deutlich wird und von hier nach oben sich fortbildet, und auch gewisse Nervenwurzeln zeigen sich sehr früh im Innern des Hirns, unter denen ich vor Allen die Fasern des *Tractus opticus* und den *Facialis* erwähne, dessen Wurzel in ihrem queren Verlaufe durch die *Medulla oblongata* und mit ihrer rechtwinkligen Umbeugung am Boden der Rautengrube beim Kaninchen schon am 16. Tage ganz ausgebildet sich vorfindet.

Die Entwicklung der grauen Substanz zeigt sich am frühesten an der vorderen Seite des Hinterhirns, woselbst an den Ursprüngen des *Trigeminus* und *Vagus* schon bald grosse Kerne runder Zellen, zum Theil in ganz anderer Lage als später, nachzuweisen sind. Von hier aus geht die Ausbildung der grauen Substanz auf die Basis des Mittelhirns, auf den Thalamus und das *Corpus striatum* über und erreicht zuletzt die seitlichen und oberen Theile aller Hirnblasen, wo sie übrigens an gewissen Orten (Decke des Ventriculus IV. und III., Querspalte der Hemisphären) ganz ausbleibt. An den seitlichen und oberen Wänden der Hemisphären des grossen Hirns ist das erste eine Sonderung in zwei Lagen, eine oberflächlichere dünnere von Rundzellen und eine innere dickere von epithelialen Elementen. Dann schiebt sich, während die erste Lage sich verdickt, die Hirnstielfaserung nach und nach zwischen beide Schichten ein und zuletzt erscheint auch noch eine oberflächliche Lage weisser Substanz auf der grauen Rinde. Am 20. Tage finden sich so beim Kaninchen vier Schichten in der Wand der Hemisphären: 1) eine äussere weisse Lage, 2) eine graue Schicht, 3) weisse Substanz, Fortsetzung der Hirnstielfaserung, endlich 4) eine innerste epithelartige Schicht, die von allen die grösste Dicke besitzt.

Eine genaue nach allen Seiten ins Einzelne gehende Darstellung der Entwicklung der ersten Hirnfaserung und des allmäligen Auftretens der grauen Substanz bin ich für einmal nicht zu geben im Stande, obschon ich vom 9. bis zum 23. Tage eine ganz vollständige Serie von Querschnitten und zum Theil auch von Längsschnitten des Hirns von Kaninchen besitze. Eine solche Schilderung setzt nicht nur mühevolle und umfassende Studien beim Embryo, sondern auch eine genaue Kennt-

niss des Hirns des erwachsenen Geschöpfes voraus und wird wohl noch eine Zeit lang Desiderat bleiben.

Der späteren histologischen Entwicklung des Gehirns und der nervösen Centralorgane gedenke ich hier nur insofern, als ich auf die neuen interessanten Angaben von Flechsig (l. i. c.) hinweise, denen zufolge das Auftreten der Markscheiden an den ursprünglich marklos sich anlegenden Nervenfasern ganz bestimmten Gesetzen folgt, in der Art, dass bestimmte zusammengehörige Fasersysteme auch zusammen (wenn auch nicht an allen Stellen gleichzeitig) weiss und markhaltig werden. Flechsig vermuthet, dass das erste Auftreten der Nervenfasern im centralen Nervensysteme der Zeit nach und nach der Richtung ihres Hervorwachsens und das markhaltig Werden derselben sich entsprechen, in der Art, dass Fasergruppen die zusammen entstehen und in einer bestimmten Richtung wachsen, auch zusammen weiss werden und das Mark in derselben Richtung nach und nach anbilden, eine Annahme, die zwar unbedingt manches für sich hat, aber doch nach verschiedenen Seiten hin noch weiterer Prüfung und Ergänzung bedarf.

Hirnhäute. Die Hirnhäute, zu deren Besprechung ich am Schlusse noch übergehe, entstehen alle aus dem mittleren Keimblatte, d. h. aus dem Theile des Mesoderma, der die Schädelkapsel selbst erzeugt, und sind anfänglich von derselben nicht geschieden. Noch vor der Entstehung des knorpeligen Primordialschädels jedoch bildet sich die innerste Lage der häutigen Schädelkapsel in eine weiche einfache oder gallertige Bindesubstanz um, in der zahlreiche Gefässe sich entwickeln, und stellt die erste Anlage der Gefässhaut des Gehirnes dar. So wie die Verknorpelung eintritt, gesellt sich zu dieser Schicht noch eine äussere, mehr faserige und festere Lage, die die nicht getrennte Knorpelhaut und harte Hirnhaut darstellt, jedoch von der Anlage der Pia anfänglich ebenso wenig scharf gesondert erscheint, wie die ursprüngliche häutige Schädelkapsel. Erst später und vor Allem von der Zeit der Verknöcherung an grenzen sich die beiden Häute immer besser von einander ab, so dass vom 3. Monate an eine Unterscheidung derselben keine Schwierigkeiten mehr macht. Die *Arachnoidea* ist als eine Abzweigung der Pia aufzufassen und wird erst in den letzten Monaten des embryonalen Lebens deutlicher.

Hirnhautfortsätze. Sobald das ursprüngliche einfache Hirnrohr die ersten Umbildungen erleidet und die Hirnblasen und die Hirnkrümmungen auftreten, folgt die innere Oberfläche der Schädelkapsel oder die Anlage der *Pia mater* denselben und entstehen die sogenannten Hirnhautfortsätze, mit Bezug auf deren Entwicklung zwei Auffassungen möglich sind. Nach der einen sind dieselben Wucherungen der primitiven Hirnhaut, die

gleichen Schritt mit den Umgestaltungen des Hirns halten und mit denselben zusammen ins Leben treten.

Eine andere Annahme, die Dursy vertritt (N. 94 S. 60), geht dahin, dass die genannten Fortsätze passiv in Folge der Umbildungen der Hirnblasen entstehen, indem die Hirnhäute einfach an den Stellen nicht wachsen, an denen sich Furchen zwischen den Hirnabtheilungen bilden, an den anderen Stellen dagegen mit dem Gehirn sich ausdehnen, wodurch dann immer tiefere, die Furchen erfüllende Vorsprünge entstehen. Bei dieser Hypothese muss dann zugleich ein verschiedenes Wachsthum der äusseren und der inneren Schädeloberfläche angenommen werden, indem ja an der ersteren die Furchen des fötalen Gehirns sich nicht ausprägen, durch welche durch Nichts zu begründende Annahme diese Hypothese zu einer sehr gesuchten wird. Ich folge daher der ersten Aufstellung, die drei weitere Möglichkeiten im Gefolge hat, zwischen denen im einzelnen Falle eine Entscheidung nicht leicht ist. Entweder sind die Wucherungen der Hirnhäute das Primitive und bedingen Einkerbungen, Einknickungen, Faltungen des fötalen Gehirns, oder es entwickeln sich die Wölbungen und Vertiefungen vom Gehirne aus und wuchert die Hirnhaut einfach in die Gegenden des geringeren Widerstandes hinein oder endlich es verbinden sich die beiderlei Momente zur Erzielung einer Gesammtwirkung, wie z. B. ein vorwiegendes Längenwachsthum des Gehirns und eine besondere Ausdehnung gewisser Stellen desselben (der Gegend der Hirnblasen) mit dem Auftreten besonderer Fortsätze der Hirnhäute wie des vorderen und hinteren Schädelbalkens und der Adergeflechtsfalten. Dass diese letzte Möglichkeit als die am meisten zusagende erscheint, ist nicht zu läugnen, doch ist für einmal, wie bei der Frage nach den Momenten, die bei der Entstehung der Windungen der Hemisphären sich geltend machen, so auch hier eine sichere Entscheidung nicht zu geben und bemerke ich nur noch, da man eher geneigt sein wird, die Wucherungen der Hirnhäute in die zweite Linie zu stellen, dass dieselben bei der Bildung der *Plexus choroidei* ohne allen Zweifel das Bestimmende sind.

Vorderer Schädelbalken.

Zur speciellen Beschreibung der embryonalen Gestaltung der Hirnhautfortsätze übergehend, erinnere ich in erster Linie daran, dass vor allen andern Fortsätzen der vordere Schädelbalken (mittlerer Schädelbalken Rathke) an der Schädelbasis sich erhebt (Fig. 361 *t* und gleichzeitig mit der vorderen Hirnkrümmung rasch mächtig sich entwickelt. Zu gleicher Zeit und zwar im Zusammenhange mit der Ausbildung der drei primitiven Blasen des Gehirns und ihren ersten Umbildungen entstehen dann noch andere Fortsätze, von denen die Fig. 360 von einem jungen Säugethiere eine gute Vorstellung giebt. An der Schädel-

basis erkennt man hier ausser dem sehr gewucherten vorderen Balken in der Verlängerung der Linie *ms* den von mir vor Jahren schon beschriebenen hinteren Schädelbalken an der Grenze von Kopf und Wirbelsäule unterhalb der Nackenkrümmung der *Medulla oblongata* und ausserdem am Schädeldache drei quere Fortsätze, einen vorderen zwischen dem Zwischenhirn und Mittelhirn, einen mittleren oder das

Hinterer Schädelbalken.

Vorderer Schädeldachfortsatz.

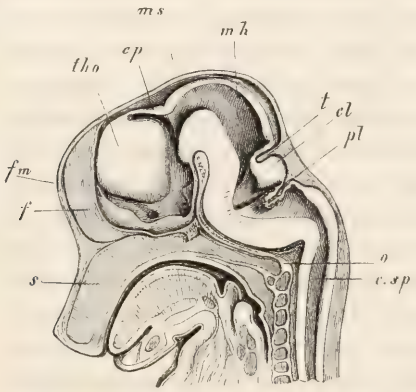


Fig. 360.

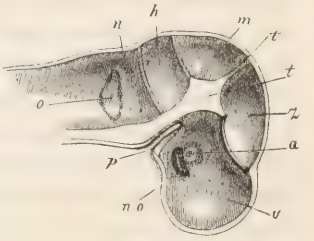


Fig. 361.

Tentorium cerebelli (*t*) zwischen Mittelhirn und *Cerebellum* und endlich einen hinteren oder die hintere Adergeflechtsfalte hinter dem *Cerebellum* bei *pl*. Vorn endlich ist ein sagittal gestellter Fortsatz bei *f* sichtbar, der zwischen die beiden noch wenig entwickelten He-

Mittlerer Schädeldachfortsatz oder Tentorium.

Hinterer Schädeldachfortsatz oder *Proc. chorioideus posterior.*

Fig. 360. Schädel eines Schweineembryo von 2,9 cm Länge, sagittal durchschnitten. Vergr. 3mal. *s Septum narium; o Occipitale basilare; csp Canalis medullae spinalis; pl Plexus chorioideus Ventriculi IV; cl* Kleinhirn; *t Tentorium cerebelli; mh* Mittelhirn; *ms* in der Verlängerung dieser Buchstaben der mittlere Schädelbalken; *cp Commissura posterior; tho Thalamus opticus; fm* Spaltenförmiges *Foramen Monroi* in der Verlängerung der Linie dieser Buchstaben; *f* Sichel, dahinter die Schlussplatte der Hemisphären in den Boden des 3. Ventrikels übergehend, an dem seitlich vorn der hohle Opticus und hinten über der Hypophysis das Infundibulum sichtbar sind. Ueber dem hinteren Ende des *Occipitale basilare* befindet sich der hintere Schädelbalken.

Fig. 361. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrössert dargestellt. *a* unbestimmt durchschimmerndes Auge; *no* hohler platter *Nervus opticus*; *v, z, m, h, n* Gruben der Schädelhöhle, die das Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn enthalten; *t* vorderer Schädelbalken oder vorderer Theil des *Tentorium cerebelli*; *t'* Schädeldachfortsatz zwischen Zwischenhirn und Mittelhirn; zwischen *m* und *h* das *Tentorium cerebelli*; *p* Ausstülpung der Schlundhöhle, die mit der Bildung der *Hypophysis* in Zusammenhang steht; *o* primitives Gehörbläschen mit einem oberen spitzen Anhange, durchschimmernd.

misphären von vorn eindringt und die primitive Sichel darstellt. Aehnliche Verhältnisse zeigt eine schon in der ersten Auflage gegebene, etwas mangelhafte Zeichnung von einem 4 Wochen alten menschlichen Embryo. Fig. 361, in der *t* den grossen vorderen Schädelbalken darstellt. Die nach vorn laufende Falte ist ein Theil der primitiven Sichel, deren medianer Theil im Schnitte fehlt, worauf dann noch die drei Schädeldachfalten folgen, die vordere zwischen *z* und *m*, die mittlere zwischen *m* und *h* und die hintere zwischen *h* und *n*. Primitive Sichel.

Zur Darstellung der weiteren Umwandlungen der Hirnhautfortsätze lege ich nun zunächst einige Abbildungen derselben von menschlichen Embryonen vor. Die Fig. 362 stellt einen senkrechten sagittalen Schnitt durch den Schädel eines $3^1/_2$monatlichen Embryo dar, bei dem das Gehirn entfernt wurde, und möge man zum richtigen Verständnisse der sichtbaren Hohlräume die Abbildungen von Gehirnen aus derselben Zeit, wie sie die Figg. 314, 315 geben, vergleichen. Das Auffallendste an einem solchen Schnitte ist die primitive Sichel (*f*), die, in ihrem vorderen Theile einfach wie das spätere bleibende Organ, in der Höhe des vorderen Endes des *Thalamus opticus* an ihrem unteren Rande in ein rechtes und linkes Blatt (*f' f''*) sich spaltet, von denen jedes zwischen den Hinterlappen des Cerebrum und dem hinteren Theile des Sehhügels nach der Schädelbasis und nach hinten verläuft. Dort verbindet sich jedes Blatt zwischen der Spitze der *Cartilago petrosa* und dem *Processus clinoideus anterior* mit den Gegenden der späteren *Sinus cavernosi* und den Seitentheilen des vorderen Schädelbalkens und fassen dieselben die *Sella turcica* zwischen sich. Nach hinten zieht jedes Blatt der Sichel bis zum vorderen Schädeldachfortsatze, der, zwischen *m* und *m'* gelegen, Mittelhirn und

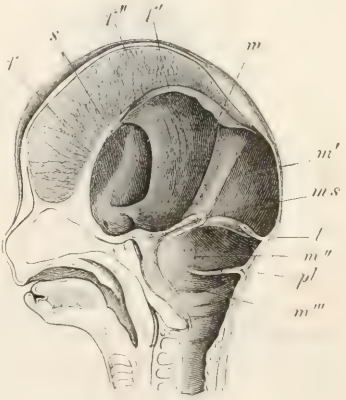


Fig. 362.

Fig. 362. Senkrechter Schnitt durch den Kopf eines menschlichen Embryo von $3^1/_2$ Monaten nach Wegnahme des Gehirns, 2mal vergr. *f* Vorderer einfacher Theil der Sichel; *f''* rechter Theil des hinteren gespaltenen Abschnittes derselben; *f'* linker Theil desselben Abschnittes der Falx am Ursprunge abgeschnitten; *s* Eingang in die Seitenzelle des vorderen Schädelraumes, in welcher die Hemisphären des Cerebrum enthalten sind; *m* mittlere Zelle für das Zwischenhirn oder die Sehhügel; *m'* Zelle für das Mittelhirn; *m s* vorderer Schädelbalken; *t Tentorium cerebelli*; *p l* Adergeflechtsfalte; *m''* Zelle für das Cerebellum; m''' Zelle für das Nachhirn.

Zwischenhirn von einander trennt, um mit diesem sich zu verbinden. Dieser Fortsatz ist, der oberflächlichen Lage des Vierhügels entsprechend, noch recht gut entwickelt, eher besser als das Tentorium (*t*), wogegen die Adergeflechtsfalte (*pl*) mehr zurücktritt und der hintere Schädelbalken kaum mehr sichtbar ist. Dagegen ist am Clivus die Pia mit der *Arteria basilaris* ungemein mächtig, welcher Zustand bis zum vorderen Schädelbalken anhält, dessen Basis noch sehr dick ist, während der freie Theil desselben schon eine dünnere Platte darstellt.

Zur Vervollständigung der eben gegebenen Darstellung mögen die Figuren 363 und 364 dienen, die die Schädelhöhle eines 3monatlichen

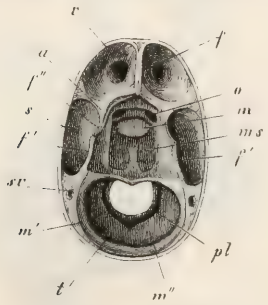


Fig. 363.

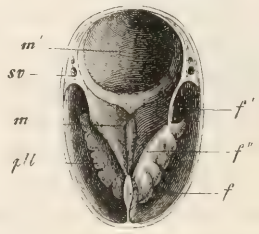


Fig. 364.

menschlichen Embryo im Horizontalschnitte in zwei Ansichten darstellen. Die Figur 363 zeigt deutlich, wie die geringe Ausdehnung der Hemisphären des Gehirns eine ganz andere Beschaffenheit der Schädelhöhle bedingt als später. In der Mittelregion des Schädels sieht man, an der Stelle zweier seitlichen grossen und einer mittleren kleinen Grube, gerade umgekehrt den mittleren Raum weit und die seitlichen Theile klein und im hinteren Schädelabschnitte ist nur das Mittelhirn, das Cerebellum und das Nachhirn zu finden. Die primitive Sichel reicht einfach nur bis

Fig. 363. Untere Hälfte des horizontal durchschnittenen Schädels eines 3monatlichen menschlichen Embryo, 2mal vergr. *v* Vordere Schädelzelle für den Stirnlappen mit Grube für den *Lobus olfactorius*; *f* vorderster einfacher Theil der Sichel; *s* seitliche Schädelgruben für den Hinterlappen und Unterlappen des Gehirns; *o Foramen opticum*; *a Ala parva*; *m* mittlere Schädelzelle mit der *Sella turcica* in der Tiefe für das Zwischenhirn; *f'* gespaltener Theil der Sichel: *f''* freier scharfer Rand desselben; *m'* Zelle für das Mittelhirn; *ms* vorderer Schädelbalken; *t* Tentorium; *m''* Zelle für das Cerebellum; *pl* hintere Adergeflechtsfalte, darunter die Zelle für das Nachhirn; *sv Sinus venosus (transversus?)*.

Fig. 364. Obere Hälfte des Schädels der Fig. 363 von innen, das hintere Ende nach vorn umgeschlagen. Buchstaben wie in Fig. 363. *pll Plexus chorioideus lateralis* in Verbindung mit dem vorderen Theile der Sichel.

zur Gegend der *Ala parva* und zerfällt dann in zwei Blätter, an denen die seitlichen Adergeflechte ansitzen (Fig. 364) und zwar da, wo sie den Eingang in die seitliche Hirnzelle begrenzen (bei *f''*), die die Hemisphären aufnimmt. Im Uebrigen werden in den Figg. 363 und 364 die Befestigungsstellen der Sichel an der Schädelbasis, am vorderen Schädelbalken und die Verbindung mit der vorderen Schädeldachfalte (Fig. 364) deutlicher als in der Fig. 362. Die schiefe Stellung des vorderen Schädelbalkens erlaubt seine ganze vordere Fläche zu sehen und an der unteren Fläche des Schädeldaches sieht man eine Verlängerung des unpaaren Theiles der Sichel bis zur vorderen Schädeldachfalte ziehen, die auch in der Fig. 362 sichtbar ist.

Am schwersten verständlich bleibt bei diesen fötalen Zuständen die Spaltung der primitiven Sichel und ihre Erstreckung bis zur Schädelbasis und wollen wir daher versuchen, durch ein Zurückgehen auf frühe Zustände diese Verhältnisse

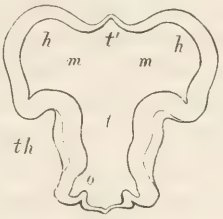


Fig. 365.

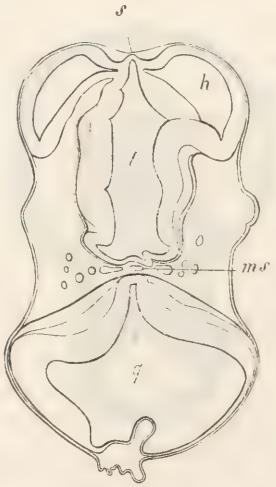


Fig. 366.

klar zu machen. Zur Zeit, wo die Hemisphären eben sich bilden, schiebt sich zwischen dieselben und das Zwischenhirn jederseits ein Fortsatz der Hirnhäute ein, den die Fig. 365 in seiner ersten Entwicklung an einer Stelle zeigt, wo er noch wenig zwischen beide Theile eindringt, während

Fig. 365. Horizontalschnitt durch das Vorderhirn und Zwischenhirn des Embryo der Fig. 366, zwei Schnitte tiefer. Vergr. 15. Buchstaben wie dort. *m* Gegend des späteren *Foramen Monroi*; *t'* mittlerer Theil des Vorderhirns; *th Thalamus opticus*; *o* Ausbuchtung, die tiefer zum Opticus führt.

Fig. 366. Horizontalschnitt durch Vorderhirn und Hinterhirn eines 15 mm langen Schafembryo. Vergr. 15. *h* Hemisphären des Vorderhirns, von denen die eine die Verbindung mit dem mittleren Theile der ersten Hirnblase zeigt; *s* Schlussplatte des Vorderhirns leistenförmig vorragend; *t* Höhlung des Zwischenhirns (*Ventriculus III*); *ms* mittlerer Schädelbalken (Rathke) mit der *Arteria basilaris* und Venen; *q Ventriculus IV* und Hinterhirn, dessen Decke zufällig gefaltet ist.

der Schnitt Fig. 366 eine höhere Gegend darstellt, wo die Hemisphären fast ganz vom mittleren Theile des Vorderhirns gelöst sind und zwischen beiden eine dünne Hirnhautplatte liegt, die nach oben mit dem Schädeldache in Verbindung steht und nach vorn in eine niedrige Leiste ausläuft (zu beiden Seiten neben dem Buchstaben *s* sichtbar), die dann mit derjenigen der anderen Seite sich verbindet und die erste Anlage des unpaaren Theiles der Sichel darstellt. Die genannte dünne Hirnhautplatte, in der wir die erste Spur der paarigen Theile der primitiven Sichel erkennen, steht nun aber auch nach hinten, den innersten Theil der noch weichen Schädelwand bildend mit dem vorderen (mittleren) Schädelbalken *m s* in Zusammenhang und begrenzt somit schon jetzt das ganze Zwischenhirn. Viel weiter vorgerückt zeigt uns die Fig. 367 die Verhältnisse. Hier ist die primitive Sichel in ihrem unpaaren Theile *f* bereits angelegt und theilt sich vor dem Thalamus in zwei Schenkel *f'*, welche zwischen Sehhügel und Hemisphäre rückwärts bis zum vorderen Schädelbalken ziehen und diesen Theil der Schädelhöhle in die drei Zellen oder Kammern theilen, die die Fig. 364 leer zeigt. Ein Horizontalschnitt in der Gegend der Verbindung der Hemisphären mit dem Mittelhirn und des *Foramen Monroi*, wie Fig. 319, zeigt die paarigen und den unpaaren Theil der Sichel ebenfalls jedoch nicht in Verbindung, während Frontalschnitte in der Gegend des hinteren Endes des *Thalamus opticus* (man vergleiche die Fig. 320) vom unpaaren Theile der primitiven Sichel gar nichts und die paarigen Theile derselben vom Schädeldache bis zur Basis reichend darstellen.

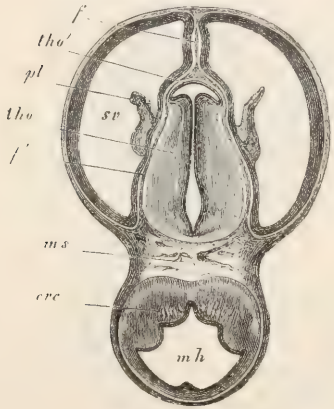


Fig. 367.

Dem Angeführten zufolge sind die paarigen Theile der primitiven Sichel ursprünglich nichts anderes als die Hirnhauttheile, welche das Zwischenhirn begrenzen. Diese bilden anfänglich einen Theil der

Fig. 367. Horizontalschnitt des Schädels und Gehirns eines Kaninchenembryo von 16 Tagen über dem Streifenhügel durch die seitlichen Ventrikel 10mal vergr. *m h* Mittelhirn; *m s* mittlerer Schädelbalken; *th o* Zwischenhirn oder *Thalamus opticus* mit dem 3. Ventrikel; *th o'* vordere Wand des *Thalamus opticus* oder Deckplatte desselben; *s v* Höhle der Hemisphären oder seitlicher Ventrikel; *p l Plexus chorioideus lateralis*; *f Falx cerebri primitiva* und *Pia*; *f'* Fortsetzung dieser Theile zwischen Sehhügel und Hemisphäre bis zum mittleren Schädelbalken; *cr c Crus cerebri*.

Schädelwand, so lange als die Hemisphären des Vorderhirns nicht hervorgewuchert sind. Ist dies aber einmal geschehen, so spaltet sich die Begrenzungshaut des Thalamus in zwei Theile, einen der die Hemisphären von aussen bekleidet und einen, der zwischen den Thalamus und die Hemisphären zu liegen kommt, welcher letztere von nun an das paarige Blatt der Sichel darstellt.

Entstehung der bleibenden Hirnhäute.

Ich wende mich nun zur Darstellung der Umbildung der primitiven Hirnhäute in die bleibenden und beginne mit der Sichel. Dursy hat angegeben, dass die ganze primitive Sichel in die spätere Sichel und ihre paarigen Theile in das Tentorium übergehen. Dies ist jedoch keineswegs der Fall, wie Mihalkovics mit Recht angibt, vielmehr gehen die paarigen Theile der primitiven Sichel in keinen Theil der *Dura mater* über, sondern erhalten sich nur in veränderter Form in gewissen Abschnitten der *Pia mater*. Die Sache ist nämlich folgende: So lange die Hemisphären in dem Zustande sich befinden, den die Fig. 367 darstellt und noch nicht durch den Balken und das *Septum pellucidum* verbunden sind, ragt die primitive Sichel bis an die Deckplatte des 3. Ventrikels und bis zur Schlussplatte des Vorderhirns herab. So wie dann aber der Balken und das *Septum pellucidum* mit dem Fornix durch Verwachsen der beiden Hemisphären sich bilden, wird an dieser Stelle der unpaare Theil der Sichel durchbrochen und in einen oberen Theil, die eigentliche Sichel und in einen unteren Theil, die *Tela chorioidea superior* getrennt. Je weiter dann Balken und *Septum* nach hinten wachsen, um so mehr verlängert sich diese Trennungsstelle, bis am Ende *Tela chorioidea* und *Falx* in der ganzen bleibenden Länge von einander geschieden sind und die ursprüngliche Verbindung nur noch in der Gegend der Mündung der *Vena magna Galeni* erhalten sich zeigt. Während diese Vorgänge Platz greifen, wächst zugleich der einfache Theil der Sichel immer mehr nach hinten. In der Fig. 360 sehen wir denselben nur bis zum vorderen Ende des Thalamus sich erstrecken. Im Stadium der Fig. 362 reicht derselbe schon bis zum vorderen Ende der Vierhügel und zuletzt erreicht er das Tentorium und verbindet sich mit demselben in bekannter Weise. Zugleich geht auch eine histologische Veränderung in der Sichel vor sich, indem sie eine mittlere Lage von festerem Bindegewebe entwickelt, die dann eigentlich erst die bleibende Sichel darstellt, während die beiden oberflächlichen Lagen zur Gefässhaut der angrenzenden Hemisphärentheile werden.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen, mit denen wie leicht begreiflich die Ausdehnung der Hemisphären nach hinten über die Vierhügel und das kleine Gehirn herüber gleichen Schritt hält, verschwindet auch die vordere Schädeldachfalte, die früher die Vierhügel vom

Zwischenhirn schied und tritt dann ein Stadium ein, in welchem die *Lobi occipitales* der Hemisphären auf den Vierhügeln aufliegen und der hinterste gespaltene, mit dem Tentorium sich verbindende Theil der Sichel gewissermassen die Vierhügel deckt. So entsteht für eine kurze Zeit der Anschein, als ob die Vierhügel unterhalb des Tentorium sich befänden. So wie dann aber diese Organe, im Wachsthume zurückbleibend, von der Hirnoberfläche zurücktreten und die Hemisphären das mittlerweile grösser gewordene Cerebellum direct überlagern, treten die bleibenden Verhältnisse ein.

Die Schicksale der tieferen abgespaltenen Theile der primitiven Sichel sind klar. Der vordere Abschnitt derselben ist, wie schon bemerkt, die *Tela chorioidea superior*, mit der, wie wir aus Früherem wissen, der *Plexus chorioideus lateralis* verbunden ist. Nach hinten geht aus ihnen die *Pia mater* auf den hinteren Theilen der Sehhügel, über und neben den Vierhügeln und neben den Hirnstielen hervor.

Das bleibende *Tentorium cerebelli* entsteht, wie ich schon in der ersten Auflage dieses Werkes gezeigt habe, aus der zweiten Schädeldachfalte in Verbindung mit dem vorderen Schädelbalken in der Weise jedoch, dass die genannte Falte weitaus den grössten Antheil an der Bildung des Zeltes hat, während der vordere Balken immer mehr verkümmert und schliesslich zu den Hirnhäuten am Clivus und der Sattellehne sich umbildet, welche letzteren Vorgänge Dursy zuerst richtig beleuchtet hat.

Die genannten Umbildungen machen sich im 4. Monate und sind am Ende des 4. Monates Sichel, Tentorium und Pia ganz gut ausgebildet.

Adergeflechte. Aderhäute.

Von den *Plexus chorioidei* und den *Telae chorioideae* war in den früheren Schilderungen schon so oft die Rede, dass ich hier nur noch einmal hervorheben will, dass, wie von Kollmann (l. i. c.) und mir (erste Auflage) und später auch von Hensen schon vor langer Zeit dargethan wurde, das Epithel aller dieser Theile auf die embryonale Medullarplatte zurückzuführen ist und mit den entschieden nervösen angrenzenden Theilen, d. h. dem Ependym derselben, unmittelbar zusammenhängt. Diesem zufolge ist beim Embryo keine Hirnhöhle jemals offen oder gespalten und müsste, wenn solche Oeffnungen beim Erwachsenen am 4. Ventrikel wirklich als normale Bildungen vorkämen, wie Manche behaupten, dies als eine secundär auftretende Erscheinung angesehen werden.

Histologische Entwicklung des Gehirns.

Ich füge noch einige Einzelnheiten über die histologische Entwicklung des Gehirnes bei.

Kaninchen.

Bei Kaninchen von 9 Tagen misst die Wand des Vorderhirns 30—58 μ, die des Hinterhirns in der Gegend der offenen Gehörgruben seitlich 64 μ und

besteht an beiden Orten aus schwach verlängerten gleichartigen Zellen, die je nach der Dicke der Wand des Medullarrohres scheinbar nach der Stellung der Kerne zu urtheilen) bis zu 6—8 Lagen bilden. Am 10. Tage misst am Schnitte der Fig. 219 das Vorderhirn am dicksten Theile seiner Wandungen 68—76 μ und das Mittelhirn 87 μ, und sind jetzt die Zellen derselben sehr entschieden verlängert, aber immer noch alle gleich. Am 11. Tage sind die Durchmesser ziemlich dieselben, nur erscheint jetzt zum ersten Male an der vorderen Seite des Hinterhirns zu beiden Seiten der Mittellinie eine 10—16 μ dicke Lage weisser Substanz als unmittelbare Fortsetzung derjenigen der *Medulla spinalis*, welche Lage seitlich nicht ganz bis zur halben Höhe dieser Hirnabtheilung sich erstreckt. Nach vorn reicht diese weisse Substanz, die ich von nun an die Hirnstielfaserung nennen will, an der Basis des Mittelhirns bis auf die vordere Seite des vorderen Schädelbalkens oder die Gegend der späteren Hirnstiele und bis an die Seitentheile des *Processus infundibuli*, und von nun an geht die Entwicklung dieser Faserlage rasch weiter, während zugleich der zellenhaltige Theil der Medullarplatte am Hinterhirn in graue Substanz und epithelartige Lage sich zu differenziren beginnt, dadurch, dass die einen Zellen länglich bleiben, die andern, die der späteren grauen Substanz, mehr zu rundlichen Elementen sich gestalten.

Am 14. Tage hat die Scheidung der Hirnwand schon grosse Fortschritte gemacht. Am eigentlichen Hinterhirn findet sich nun faserhaltige Substanz und zwar mit Querfaserung, auch vorn in der Mittellinie in einer Mächtigkeit von 32 μ, und seitlich gehen Längsfasern, anfangs 54—76 μ dick, nahezu so weit, als der dickere Theil der Wand dieser Hirntheile reicht. Darauf folgt mit Ausnahme der vorderen Mittelzone eine Lage grauer Substanz und hierauf wieder eine dünne Lage Fasersubstanz in Gestalt von schwachen Längsbündeln, die an der Ventralseite am entwickeltesten sind und seitlich allmälig sich verlieren. Beachtung verdient, dass die vorderen Querfasern zum Theil wie aus dem Inneren der grauen Substanz herauskommen, jedoch einem Theile nach auch oberflächlich in der weissen Substanz gegen die oberen Seitentheile heraufziehen. Gut entwickelt ist die Fasersubstanz nun auch an der Basis des Mittelhirns und von da aus zieht dieselbe auf die seitlichen Theile des Zwischenhirns fort, in welchem jetzt graue Substanz in reicher Entwicklung begriffen ist. Die Wand des Zwischenhirns misst um diese Zeit im hinteren dickeren Theile bereits 0,33 mm, von welcher Grösse 37 μ auf die weisse Substanz, 54 μ auf das Epithel und der Rest auf die graue Substanz kommt. An den Hemisphären betragen die oberen und lateralen Wände 73—81 μ und zeigen noch keine Entwicklung von grauer Substanz, wohl aber findet sich solche an der unteren und medialen 0,1 mm dicken Wand in dünner Lage und an dem eben sich entwickelnden Streifenhügel, der bei einer Dicke von 0,43—0,45 mm bereits eine mächtige Lage grauer Substanz und an seiner unteren Fläche nach hinten zu auch etwas Beleg von weisser Substanz erkennen lässt, deren Verbindung mit der Fasersubstanz des Zwischenhirns an der hinteren Seite des *Foramen Monroi* stattfindet.

Am 15. und 16. Tage entwickelt sich die Hirnstielfaserung mächtiger. Im Innern des Sehhügels erscheint an der lateralen Seite, da wo derselbe an den Streifenhügel angrenzt, ein starkes Bündel von Nervenfasern, das theils nach oben in den Sehhügel ausstrahlt, theils als compacter Strang in den Streifenhügel eingeht und in den Seitentheilen desselben sich verliert. An den

Hemisphären selbst ist von Nervenfasern noch nichts zu erkennen, doch zeigen ihre Wandungen an der lateralen Seite von der halben Höhe des Streifenhügels an bis zur Stelle, wo die seitliche Wand in die obere Wand sich umbiegt, eine neue Differenzirung, indem im Innern derselben eine dichte, in maximo 32—37 μ dicke Lage grösserer Elemente, die Anlage der grauen Substanz der Windungen, auftritt, durch welche die ganze Wand nun in 3 Zonen, zwei zellenarme hellere und eine zellenreiche mittlere, geschieden wird. Auch an den übrigen Stellen der Wand der Hemisphären, die am Streifenhügel 1,25, neben demselben seitlich 0,23 mm, an der Decke 0,1 mm, und neben der Längsspalte 0,16—0,21 mm misst, beginnt jetzt graue Substanz sich zu entwickeln und zeigt sich am deutlichsten an der Ammonswindung von Mihalkovics. Am Zwischenhirn beträgt die Dicke der Wand jetzt 0,55—0,70 mm an den dicksten Theilen und ist dieselbe mit Ausnahme einer dünnen epithelialen Lage nun ganz und gar in graue Substanz umgewandelt. Dasselbe gilt vom Mittelhirn, an dem nun ringsherum Fasersubstanz, am mächtigsten an den Seitentheilen der Basis (Hirnschenkelfuss), ausserdem aber auch im Innern unterhalb und seitlich vom Centralkanal (Faserung des Tegmentum) sich findet und die Dicke der Wand seitlich bis zu 0,85 mm beträgt, während die Decke allerdings nicht dicker ist als 0,14 mm.

Am Hinterhirn ist die auffallendste Erscheinung das Auftreten einer markhaltigen Faserung seitlich in der Gegend des *Corpus restiforme* in Form eines oberflächlichen platten Stranges, zu dem dann noch ein inneres kleines Bündel in derselben Gegend sich gesellt, das ich für die grosse Trigeminuswurzel halte. Anfang und Ende des ersten Stranges habe ich noch nicht ermittelt.

Im Uebrigen zeigt die *Medulla oblongata* an der Rautengrube das am schärfsten begrenzte Epithel, das im Gehirn vorkommt, und im Innern nebst radiären, transversalen und longitudinalen Fasern verschiedene Heerde grauer Substanz, die ich vorläufig nicht zu deuten weiss.

Vom 17. Tage an, ja schon am 16. beginnend, tritt beim Kaninchen als wesentlichstes Novum das Hineinwachsen der Hirnstielfasern in die Wand der Hemisphäre auf und lässt sich leicht verfolgen, wie diese Fasern vom *Corpus striatum* immer weiter nach oben rücken, die Gegend der *Fissura longitudinalis* erreichen und dann in den diese Spalte begrenzenden Wandungen in die Tiefe schreiten. Die Lage, in welche diese Faserung einwächst, ist die oben erwähnte innere helle Zone, und treten zugleich mit diesem Vorgange in der äusseren hellen Zone feinste Nervenfasern auf, so dass dieselbe bald deutlich einen Beleg von Fasersubstanz erhält. Am 17. Tage zeigen diese Lagen in der lateralen Wand der Hemisphären neben dem Streifenhügel folgende Durchmesser; 1) Aeusserer weisser Beleg 28 μ, 2) graue Substanz 56 μ, 3. helle Lage mit Hirnstielfaserung oder weisse Substanz der Hemisphären 72 μ. 4) epithelartige aus der primitiven Wand der Hemisphären hervorgegangene Lage 0,25 mm. Von der letzteren Lage ist jedoch zu bemerken, dass dieselbe schon seit einiger Zeit nicht mehr deutlich den epithelartigen früheren Charakter an sich trägt und immer mehr von aussen nach innen in eine mehr indifferente Zellenlage übergeht in der Art, dass die äusseren Schichten allmälig deutlich sich lockern und heller werden.

Bis zum 20. Tage gelangt die Faserung, die in der Fortsetzung der Hirnstielfaserung liegt, bis in die die *Fissura longitudinalis* begrenzenden Wan-

dungen der Hemisphären und nehmen zugleich die äusseren Lagen der Wand der Hirnblase an Dicke zu, während die epithelartige Schicht wenigstens zum Theil nach und nach in die Faserschicht des *Centrum semiovale* sich auflöst oder übergeht. Um diese Zeit messen an den Seitenwänden und an der Decke der Hemisphären 1) die äussere Faserlage 0,08—0,1 mm, 2) die graue Lage 0,19—0,28 mm, 3) die tiefe Fasersubstanz 0,14 mm, 4) die epithelartige Lage 0,4 mm. Bei einem ausgetragenen Kaninchen endlich von 28 Tagen beträgt 1) die weisse Lage 0,17 mm, 2) die graue Schicht 0,85—1,14, 3) die weisse Lage 0,28—0,50, 4) die Epithellage 14 μ.

Vom Balken habe ich beim Kaninchen die ersten sicheren Spuren am 18. Tage gesehen und zwar in Form einer Lage querer Fasern, welche an der medialen Wand der Hemisphären dicht über und vor der Schlussplatte ihre Lage hat. Die Hemisphärenwand bildet hier zwei in den Seitenventrikel vorspringende Windungen Ammonswindungen, Mihalkovics[1] und in den beiden Sulci, die an der medialen Hemisphärenwand diesen Windungen entsprechen, tritt die erste Andeutung des Balkens auf, der ebenso wie die Hirnstielfaserung anfänglich nur kernlose feinste Fäserchen zeigt. Diese eben hervorsprossenden Balkenfasern grenzen anfänglich an die primitive Sichel, durchwachsen dieselbe jedoch bald, so dass am 20. Tage der Balken in seinem freien Theile ganz gebildet ist.

Stelle ich das Ergebniss meiner Erfahrungen über die Entwicklung der Hirnwände des Kaninchens zusammen, so ist es folgendes:

1. Die Wand aller Hirnabtheilungen besteht ursprünglich aus gleichartigen verlängerten und radiär gestellten Zellen.

2. In zweiter Linie entsteht in dieser Wand eine Scheidung in zwei Lagen, von denen die äussere die Anlage der grauen Substanz enthält.

3. Die weisse Substanz erscheint z. Th. als oberflächlicher Beleg z. Th. im Innern der Hirnwand und besteht ursprünglich überall aus feinsten kernlosen Fäserchen, weshalb auch hier, wie beim Marke, anzunehmen ist, dass dieselbe ursprünglich einzig und allein aus Ausläufern der Nervenzellen besteht.

4. In der Wand der Hemisphären differenzirt sich die Wand beim Auftreten der grauen Substanz in drei Lagen, eine mittlere zellenreiche und eine äussere und innere zellenarme. In die innere zellenarme wächst die Hirnstiel- und Balkenfaserung ein und wird dieselbe so zur weissen Substanz der Hemisphären und zum Ependym der Hirnhöhlen, während die äussere zellenarme Lage unter Entwicklung eines schwachen Faserbeleges zu den äusseren Theilen der grauen Rinde, die mittlere Lage zur Hauptmasse der grauen Substanz sich gestaltet.

Gefässe der Hirnwand.

Mit Hinsicht auf die Gefässe der Hirnwand lässt sich wie beim Rückenmark leicht wahrnehmen, dass dieselben anfangs nicht da sind und von aussen dazu kommen. Mit denselben gelangen wohl auch, wie dies beim Rückenmark nicht zu bezweifeln ist, Bindesubstanzzellen in die Hirnwand, doch lässt sich vom Gehirn nicht wie beim Rückenmark die Behauptung aufstellen, dass alle Zellen der weissen Substanz eingewanderte sind, indem allem Anscheine nach bei der Entwicklung der Markmasse der Hemisphären ein guter Theil der Zellen der primitiven Hemisphärenwand zwischen die einwachsenden Hirnstielfasern zu liegen kommt.

Hirn des Menschen.

In Betreff des Baues des Nervensystems von menschlichen Embryonen von $2\frac{1}{2}$, 4 und 5 Monaten vergleiche man die Untersuchungen

von Lubimoff (l. i. c.) und über die Hemisphären von Hühnerembryonen Boll (l. i. c.) und die Kritik der Angaben dieses Autors durch Hensen (l. i. c. S. 381).

Untersuchungen von Flechsig.

Die hauptsächlichsten der von Flechsig gefundenen, im Texte dieses § kurz erwähnten Thatsachen sind folgende (l. i. c. S. 38):

Bei menschlichen Embryonen von 25 cm Körperlänge zeigen sich die ersten markhaltigen Fasern im Rückenmark und in der *Medulla oblongata* in den äusseren Theilen der Hinterstränge beziehungsweise der Keilstränge. Dann folgen bei Embryonen von 30—32 cm im oberen Halsmark Theile der Vorderstränge, in der *Oblongata* das hintere Längsbündel und von peripheren Nerven der *Oculomotorius*, *Facialis* und *Acusticus*. Etwas später (bei Embryonen von 35 cm)* werden markhaltig die äusseren, den grauen Hörnern benachbarten Theile der Vorderstränge des unteren Hals-, Dorsal- und Lendenmarks, die vorderen Hälften der Seitenstränge, die dem *Corpus trapezoideum* der Säuger entsprechenden Fasermassen, die Schleifenschicht, die hintere periphere Schicht der Seitenstränge, die vordere Abtheilung des mittleren motorischen Feldes der *Oblongata*, ein Theil des *Corpus restiforme* bis zum Oberwurm, die gemeinschaftliche aufsteigende Wurzel des seitlichen gemischten Systems, *Abducens*, *Trochlearis*, *Trigeminus*, *Hypoglossus*.

Gegen das Ende des Fötallebens sind noch marklos alle Fasern der Hemisphären, der *Thalami optici*, viele der Vierhügel und des kleinen Hirns, die Pyramidenbahn in den Hirnstielen, der Brücke und der *Medulla oblongata* und ihre Fortsetzung in die Seitenstränge der *Medulla spinalis*, die Goll'schen Stränge, welche Theile dann alle bis zum 4. Monate nach der Geburt ebenfalls ihr Markweiss erhalten, in welcher Beziehung nur das hervorgehoben werden soll, dass im Allgemeinen das Markweiss von unten nach oben fortschreitet, wogegen in der Pyramidenbahn das Umgekehrte statt hat.

Mit Rücksicht auf den Satz von Flechsig, dass zwischen dem ersten Auftreten der Nervenbahnen und ihrem Markhaltigwerden eine Parallele bestehe, erlaube ich mir folgende Bemerkungen.

So weit ich das erste Auftreten der Nervenbahnen in den Centralorganen verfolgt habe, finden sich bei demselben zwei scheinbar verschiedene Vorgänge, indem die einen Bahnen auf grossen Strecken gleichzeitig erscheinen, die andern von bestimmten Punkten aus in grössere Entfernungen weiterwachsen. Ersteres ist unzweifelhaft der Fall beim ersten Auftreten der Vorder- und Hinterstränge der *Medulla spinalis*, die in der ganzen Länge des Markes auf einmal zum Vorschein kommen und gleichmässig sich verdicken, ferner bei der *Commissura anterior medullae spinalis* und den Seitensträngen, mögen die letzteren nun gleichzeitig mit den Vorder- und Hintersträngen entstehen wie beim Kaninchen oder nach denselben wie beim Menschen und dem Schafe. Ganz dasselbe gilt nun auch, wie ich sehe, für die Fortsetzung der Vorderstränge der *Medulla* auf das Gehirn bis in die Gegend des Mittelhirns oder vielleicht selbst des hinteren Endes des Zwischenhirns, welche Fasermassen ich beim Kaninchen stets vorfand, sobald am Rückenmark die ersten Spuren der Stränge zu sehen waren.

Ganz anders als diese Strangmassen verhalten sich die Faserungen im *Thalamus*, *Corpus striatum* und der Hemisphäre, und betrachte ich es für diese als ganz unzweifelhaft, dass sie von einem beschränkten Puncte aus auf weite Strecken sich entfalten. Welcher der eigentliche Ausgangspunct dieser

Fasern ist, ist schwer zu sagen, allem Anscheine nach die Basaltheile des Hinterhirns und Mittelhirns und wohl auch die des Thalamus selbst. Im mittleren Theile des Thalamus bilden diese Fasern einen compacten, mit Zellen nicht untermischten Strang, der dann leicht nachweisbar (S. auch Mihalkovics l. i. c.) nach und nach in das *Corpus striatum* und von da blattförmig sich ausbreitend in die seitliche und obere Wand der Hemisphären wuchert. Scheinbar sind auch die Balkenfasern Fortsetzungen dieser Fasern, doch ist es leicht möglich, dass dieselben selbständig in der Rinde der Hemisphären entspringen und von hier aus gegen die Medianebene hinwachsen, um mit den entsprechenden Fasern der andern Seite zu verwachsen.

Vergleicht man mit diesen Thatsachen diejenigen, die Flechsig beim Markhaltigwerden der Nervenfasern gewonnen hat, so ergibt sich, dass die beiderseitigen Erfahrungen ganz gut miteinander stimmen. Flechsig hat einmal beim Mark an vielen Fasermassen ein gleichzeitiges Weisswerden wahrgenommen, und wiederum an anderen Stellen ein Fortschreiten der Markbildung in ganz bestimmter Richtung gesehen, wie beim grossen Gehirn und den Pyramidenbahnen. Flechsig's Angaben über das Gehirn harmoniren ganz gut mit dem, was ich über die Hereinbildung der Fasern der Hirnstiele in die Hemisphäre oben mitgetheilt habe, und was die Pyramidenbahnen betrifft, so widersprechen die von mir wahrgenommenen Thatsachen den Annahmen von Flechsig auf keinen Fall, und sind eher geeignet dieselben zu unterstützen. Wie unten mitgetheilt werden wird, ist beim Kaninchen das spätere rasche Wachsthum des anfänglich so unbedeutenden Seitenstranges sehr auffallend und da gleichzeitig hiermit auch die *Decussatio pyramidum* und die Pyramiden sichtbar werden, so ergibt sich hieraus mit einiger Wahrscheinlichkeit, dass auch beim ersten Auftreten die Pyramiden und die Seitenstränge mit einander in Verbindung stehen. Bestimmte Erfahrungen über das Entstehen der Pyramidenfasern in den Hirnstielen und Hirnganglien und über ihr Herunterwachsen in die Seitenstränge liegen jedoch noch nicht vor, und würden solche nur an frontalen Längsschnitten von Mark und Hirn zu gewinnen sein, die bis jetzt noch nicht geprüft wurden.

Flechsig discutirt im Anschlusse an die Annahmen von Boll und Jastrowitz (ll. ii. cc.) auch die Frage, wie die Markscheiden der Nervenfasern sich bilden, ob dieselben mit den Körnchenzellen und Körnchenreihen im Zusammenhang stehen, die im Rückenmark von Embryonen so häufig vorkommen und ob sie an allen Theilen der Fasern zugleich auftreten oder nicht (l. i. c. St. 170 u. flgde). In dieser Beziehung ist zu bemerken, erstens, dass die Entwicklung der Markscheiden als vom Centrum nach der Peripherie fortschreitend für die peripherischen Nerven längst nachgewiesen ist und somit auch für die Centralorgane eine successive Bildung derselben höchst wahrscheinlich wird und zweitens, dass schon vor Jahren für die Nerven im Schwanze der Froschlarven von mir gezeigt wurde, dass das Mark zwischen Axencylinder und Scheide ohne directe Betheiligung von Zellen oder Körnchen sich ablagert. Ich halte dasselbe für eine Absonderung aus dem Blutplasma, die auf den Axencylinder sich niederschlägt, bei welcher derselbe möglicherweise ebenfalls mitbetheiligt ist.

§ 40.

Rückenmark.

Das Rückenmark als Ganzes aufgefasst folgt im Allgemeinen denselben Gesetzen der Entwicklung wie der ganze Körper. Bei der ersten Anlage des Leibes des Hühnchens und der Säugethiere wird zuerst das Gehirn und dann der vorderste Theil des Markes angelegt (Figg. 43, 44, 165, 167), worauf dann nach und nach von vorn nach hinten immer neue Abschnitte des letzteren aus der sich differenzirenden Axenplatte sich hervorbilden (Figg. 73, 170), zuerst in Form einer rinnenförmig vertieften Medullarplatte auftreten und dann zu einem Rohre sich schliessen. Bald ist nun beim Hühnchen nahezu das ganze Mark in der Anlage vorhanden (Figg. 70, 75) und bei Embryonen mit mehr als 13 Urwirbeln auch die Rückenfurche ganz geschlossen, von welchem Zeitpuncte an das Mark als geschlossenes Rohr an seinem hintersten Ende sich fortbildet, eine beachtenswerthe Thatsache, welche lehrt, dass das Medullarrohr nicht nothwendig in erster Linie als Furche auftritt. Es erscheint nämlich dieses Wachsthum des ganz geschlossenen Medullarrohres zu einer Zeit, wo noch lange nicht alle Urwirbel gebildet sind und ist hervorzuheben, dass das Ende des Medullarrohres in dieser Periode ebenso mit dem Ectoderma, den Urwirbeln und der Chorda zu Einem Axenwulste verschmilzt (s. S. 156, 285, 288, 414), wie dies früher mit der rinnenförmigen Medullarplatte der Fall ist.

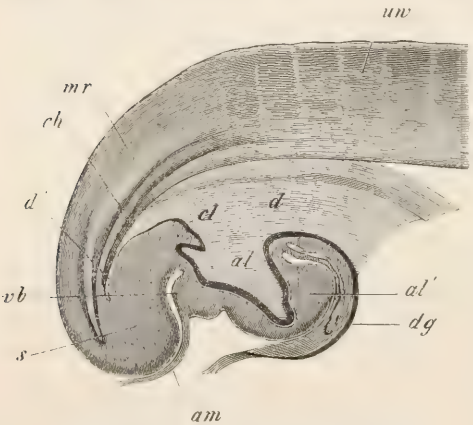


Fig. 368.

Fig. 368. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo von 2 Tagen und 16 Stunden. Vergr. 33mal. *d* Hintere Darmpforte; *d'* Ende des Hinterdarmes; *al* Höhle der Allantois; *al'* Allantoishöcker; *dg* Wand des späteren Dotterganges, d. h. Uebergang der Darmwand in die tieferen Lagen des Blastoderma, die später den Dottersack liefern. *am* Ursprung des Amnion vom hinteren Ende der Allantoisanlage; *cl* Cloakenhöcker; *ch* Chorda; *mr* Medullarrohr, dessen blindes Ende im Schwanzende *s* zu sehen ist; *uw* Urwirbel.

So wie alle Urwirbel angelegt sind, ist auch die erste Anlage des Medullarrohres vollendet und ist in diesem Stadium beim Hühnchen das Medullarrohr ebenso lang als die *Chorda dorsalis* (S. 414).

Beim Menschen reicht das Medullarrohr, wie Ecker zuerst gezeigt hat, anfänglich ebenfalls bis zum Ende der Schwanzwirbelsäule (Icon. phys. 2. Aufl. Taf. XXXI, Fig. VII, VIII), und durch E. Rosenberg (l. i. c. S. 123 u. flgd. Taf. III) haben wir das Genauere über dieses Ende erfahren, welches ganz hinten erheblich verschmälert ist, an das Ectoderma der Schwanzspitze angrenzt und die Schwanzwirbelsäule noch überragt. In weiterer Entwickelung wächst nun das Mark anfänglich noch eine Zeit lang gleichmässig mit der Wirbelsäule fort, wie sich bei ein-, zwei- und dreimonatlichen Embryonen leicht nachweisen lässt. Vom 4. Monate an tritt dann aber eine raschere Entwicklung der

Fig. 369.

Fig. 370.

Wirbelsäule ein, in Folge welcher das Mark nach und nach seine Stellung zu den unteren Wirbeln ändert und scheinbar heraufrückt (*Ascensus medullae spinalis*).

Es reicht übrigens das Mark im 6. Monate noch bis an den Sacral-

Fig. 369. Centralnervensystem eines menschlichen Embryo von 8‴ Länge (7. Woche). 1. Ansicht des Embryo von hinten mit blossgelegtem Hirn und Mark und den neben demselben gelegenen Spinalganglien. 2. Ansicht des Gehirns und obern Theiles des Rückenmarks von der Seite. 3. Ansicht des Gehirns von oben. *v* Vorderhirn; *z* Zwischenhirn; *m* Mittelhirn; *h* Hinterhirn; *n* Nachhirn; *z* vorderes unteres Ende des Zwischenhirns, wo später das *Tuber cinereum* liegt. Die rundliche Stelle davor ist der Sehnerv.

Fig. 370. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Grösse mit blossgelegtem Hirne und Marke. *h* Hemisphären des grossen Hirns; *m* Mittelhirn; *c* kleines Hirn. An der *Medulla oblongata* sieht man einen Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV.*

kanal und selbst am Ende des Embryonallebens steht seine Spitze immer noch im dritten Lendenwirbel, woraus zu ersehen ist, dass die bleibenden Verhältnisse erst nach der Geburt ganz sich ausbilden.

Während so das Mark, wenn auch in der Längsrichtung wachsend, doch mit der Wirbelsäule nicht gleichen Schritt hält, zeigen die unteren Nervenwurzeln ein abweichendes Verhalten. Anfänglich ebenso wie die Hals- und Rückennerven unter rechten Winkeln vom Marke abgehend, beginnen dieselben mit dem scheinbaren Höhersteigen desselben sich zu verlängern, nehmen eine immer schiefere Richtung an und bilden endlich die *Cauda equina*. Die *Dura* und *Arachnoidea* betheiligen sich ebenfalls an diesem Wachsthume und auch die Pia bleibt nicht zurück und liefert das *Filum terminale*. Letzteres anlangend ist übrigens zu bemerken, dass dasselbe beim Menschen theilweise und bei den Thieren, bei denen es in seiner ganzen Länge eine Verlängerung des *Canalis centralis* enthält, wohl ganz und gar als eine Fortsetzung des Rückenmarks zu betrachten ist, und dass somit die vorhin gemachte Angabe, dass das Mark vom 4. Monate an in seinem Wachsthume mit der Wirbelsäule nicht mehr Schritt halte, dahin näher zu bestimmen ist, dass dasselbe von dieser Zeit an mit dem Theile, der die Rückenmarksnerven abgibt, allerdings zurückbleibt, dagegen aus seinem untersten Ende eine rudimentäre Bildung entwickelt, die gleichmässig mit der Wirbelsäule sich verlängert.

Fig. 371.

Die beiden Anschwellungen des Rückenmarks sind schon im 2. Monate beim Menschen angedeutet und vom 3. Monate an sehr bestimmt ausgeprägt (Fig. 370, 371). Ein *Sinus rhomboidalis lumbalis* wie bei den Vögeln findet sich beim Menschen und bei Säugethieren so viel man weiss zu keiner Zeit, und kann die noch offene breite Rückenfurche am hinteren Ende des Leibes junger Embryonen (s. Figg. 169, 171) nicht wohl mit der genannten Bildung verglichen werden für den Fall wenigstens, dass die Rautengrube der Lenden-

Fig. 371. Gehirn und Mark eines vier Monate alten Embryo des Menschen in natürlicher Grösse. *h* Hemisphären des grossen Hirns; *v* Vierhügel; *c* kleines Gehirn, dessen scheinbar hinterste Windung nichts Anderes ist, als die *Membrana obturatoria ventriculi IV.*; *mo* verlängertes Mark.

gegend der Vögel ebenso einen geschlossenen Theil des Medullarrohres darstellt, wie diejenige der *Medulla oblongata*.

Innere Entwicklung des Markes.

Ich wende mich nun zu den inneren Veränderungen des Markes und schildere zuerst dasjenige des Hühnchens.

Mark des Hühnchens.

Das Rückenmark des Hühnchens, dessen erste Entwicklung in früheren §§ besprochen worden ist, besteht nach seiner Schliessung am dritten Tage in allen Gegenden aus gleichartigen, länglichen Zellen, deren längere Durchmesser in der Richtung der Dicke der Wand des Rohres verlaufen und dem Anscheine nach in mehrere Lagen angeordnet sind. Am vierten Tage beginnt eine Trennung dieser Zellen in zwei

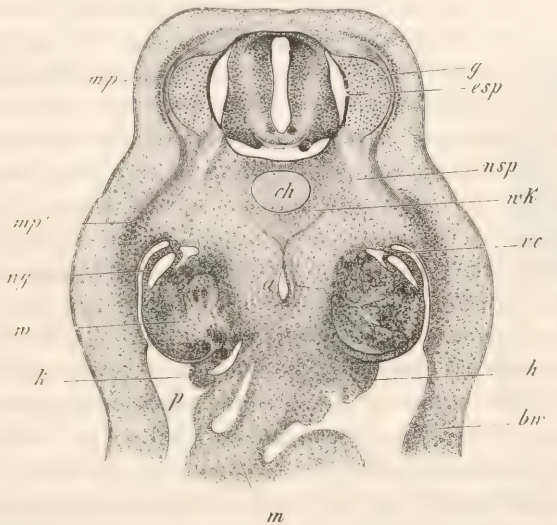


Fig. 372.

Lagen dadurch, dass die äusseren der Oberfläche concentrisch sich ordnen und in Fasern sich verlängern, während die inneren ihre ursprüngliche Lage beibehalten und nun als Epithel des Centralkanales erscheinen. Zugleich treten auch die vordere Commissur und bald darauf auch die vorderen und hinteren Stränge auf. Am Ende des vierten und am Anfange des fünften Tages zeigt dann das Mark folgende Be-

Fig. 372. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage. Vergr. 32mal. *ch* Chorda; *a* Aorta; *g* Ganglion spinale; *mp* Muskelplatte; *mp'* Fortsetzung derselben in die Bauchwand; *nsp Nervus spinalis*; *ng* Urnierengang; *w* Wolff'scher Körper; *p* Bauchhöhle; *m* Mesenterium; *k* Anlage der Sexualdrüse mit Keimepithel; *csp* Spinalkanal; *wk* Wirbelkörperanlage; *vc Vena cardinalis*; *bw* primitive Bauchwand.

schaffenheit. Der Querschnitt ist rundlich viereckig, vorn breiter, hinten schmäler. Der Centralkanal, am Halse rautenförmig, am Rücken von der Gestalt einer Spalte, ist noch ziemlich geräumig und hat eine überall, vor Allem aber in seiner hinteren Hälfte dicke Auskleidung radiär gestellter Zellen, welche an der hinteren Mittellinie die Oberfläche erreicht, während sie vorn noch von der schmalen *Commissura alba* bedeckt ist. Die concentrisch faserige Rindenschicht bildet somit nur zwei seitliche Zonen, von denen ausserdem noch zu bemerken ist, dass der hintere Theil derselben sehr schmal erscheint und die Zonen nur vorn und seitlich eine etwas grössere Mächtigkeit besitzen. Hier ist auch die Faserung dieser Lage, von der ich bereits in der ersten Auflage gegen Remak gezeigt habe, dass sie die Anlage der grauen Substanz ist, am deutlichsten und geht die Richtung derselben theils gegen die vordere Commissur, theils gegen die vorderen Wurzeln. Bedeckt wird nun die graue Substanz noch von den Anlagen der weissen Stränge, die beide, entgegen den Angaben von Remak, entschieden von Anfang an jederseits zu zwei auftreten. Die vorderen Stränge liegen anfänglich vorn neben der Commissur, breiten sich aber bald auch auf die vorderen Seitentheile aus, so dass mithin von besonderen selbständig sich anlegenden Seitensträngen keine Rede sein kann. Die hinteren Stränge sind auf dem Querschnitte elliptisch, kleiner und nehmen die hinteren Seitentheile ein, erreichen jedoch am 5. Tage die Vordertheile noch nicht. Alle Stränge und auch die Commissur bestehen, wie Bidder und Kupffer, Remak und ich selbst schon vor langer Zeit fanden, aus kernlosen äusserst feinen Fasern. Zwischen dem 5. und 9. bis 10. Tage umwachsen nun die Stränge das ganze Mark mit Ausnahme der Gegend der vorderen Commissur und werden zu einer ziemlich mächtigen Rindenschicht. Zugleich wächst auch die graue Substanz, und zwar in doppelter Weise. Einmal von sich aus durch Vermehrung ihrer Elemente, und zweitens auch dadurch, dass die äusseren Zellen der Auskleidung des Centralkanales in ihren Bereich gezogen werden. Was man nämlich in dieser frühen Zeit als Epithel des Centralkanales bezeichnet, ist nicht als eine scharf abgegrenzte Bildung aufzufassen, sondern als eine noch indifferente Zellenmasse, die auch später noch am Wachsthume der grauen Substanz sich betheiligt. Hierdurch werden die Wandungen des Centralkanales bald dünner und der Kanal selbst, indem die ihn unmittelbar umgebenden Zellen sich nicht weiter vermehren, relativ immer kleiner. Doch ist derselbe noch bei 10tägigen Embryonen ein ziemlich weites Rohr.

Mark des Menschen.

Die Entwicklung des Markes des Menschen anlangend, so liegen bis jetzt immer noch keine anderen zusammenhängenden Erfahrungen

vor als die bereits in der ersten Auflage von mir veröffentlichten. Den frühesten von mir beobachteten Zustand zeigt die Fig. 373, die in allen wesentlichen Puncten mit den Abbildungen von Bidder und Kupffer von Schafembryonen übereinstimmt. Bei diesem vier Wochen alten Embryo betrugen die Durchmesser des Markes in der Halsgegend in der Richtung von vorn nach hinten 0,92—0,96 mm und in der Querrichtung am breitesten Theile 0,52—0,55 mm. Der Centralkanal war beiläufig rautenförmig und seine epithelartige Auskleidung mit länglich geschichteten Zellen 88—96 μ dick. Vorn und hinten erreichte dieselbe die Oberfläche und fehlte an ersterem Orte ein bestimmtes Anzeichen einer vorderen Commissur. Die graue Substanz, aus rundlichen kleinen Zellen bestehend, bildete hinten und seitlich eine sehr dünne Lage g', war dagegen vorn schon in ansehnlicher Mächtigkeit vorhanden und zeigte hier auch wie eine rundliche, etwas dunklere Masse g, aus der die in der Abbildung nicht dargestellte vordere Wurzel entsprang. Von einer hinteren Wurzel war nichts zu sehen, dagegen fanden sich die Spinalganglien schon angelegt und ebenso die Vorder- und Hinterstränge h und v, die beide aus einer kern und zellenlosen hellen Masse bestanden, die auf dem Querschnitte nichts als feine Puncte zeigte. Beide Stränge lagen seitlich und waren übrigens noch sehr wenig entwickelt.

Fig. 373.

Etwas weiter war das Mark bei einem sechs Wochen alten Embryo (Fig. 374), bei dem dasselbe als Ganzes im Querschnitte ebenfalls birnförmig erschien. Der Centralkanal zeigte ziemlich dieselbe Form, wie bei Schafembryonen, erschien jedoch im Verhältnisse zur übrigen Markmasse unverhältnissmässig gross. Sein Epithel bestand im Allgemeinen aus mehrfachen Lagen senkrechter schmaler Zellen und war überall von gleicher Dicke mit Ausnahme der hinteren Mittellinie, wo dasselbe genau in der Mitte äusserst dünn war, während die benachbarten Theile kolbige Anschwellungen zeigten. Hier lag auch, wie bei Schafen und bei dem eben erwähnten jungen menschlichen Embryo, der Markkanal mit seinem Epithel frei zu Tage, sonst war derselbe

Fig. 373. Querschnitt des Halstheils des Rückenmarks eines vier Wochen alten menschlichen Embryo. 36mal vergrössert. c Centralkanal; e epithelartige Auskleidung desselben; g vordere graue Substanz mit einem dunkleren Kern, aus dem die vordere nicht dargestellte Wurzel entspringt; g' hintere graue Substanz; v Vorderstrang; h Hinterstrang.

überall theils wie seitlich von der grauen Substanz, theils wie in der vorderen Mittellinie von der vorderen Commissur bedeckt. Die graue Substanz bestand überall aus kleinen kernhaltigen Zellen, vielleicht mit etwas Zwischensubstanz, und war vorn mächtig, hinten dagegen immer noch sehr wenig entwickelt. Die weissen Stränge erschienen als zwei schwächere Hinterstränge seitlich am hinteren Theile des Markes, aus denen nach vorn die hinteren Wurzeln hervortraten, und als zwei stärkere Vorderstränge. Am entwickeltesten waren diese zu beiden Seiten der vorderen Commissur, bis zur Austrittsstelle der vorderen Wurzeln, wo dieselben auch leicht vortretend schon einen seichten und breiten *Sulcus anterior* begrenzten. Hinter den vorderen Wurzeln schien auf den ersten Blick die weisse Substanz ganz zu fehlen, eine Untersuchung mit starker Vergrösserung ergab jedoch, dass auch hier bis etwas vor der Stelle, wo der Spinalkanal seine grösste Breite besitzt, ein ganz dünner Rindenbeleg vorhanden war. Die gesammte weisse Substanz mit Inbegriff der *Commissura anterior* war übrigens wie früher durchscheinend, ja fast glashell, auf dem Querschnitte fein punctirt, streifig an Längsansichten und ohne Spur von Zellen und Kernen. —

Fig. 374.

Gestützt auf diese Erfahrungen beim Menschen und Hühnchen schliesse ich mich nun ganz an Bidder und Kupffer an und spreche mich dahin aus, dass die erste Anlage des Markes nur die des sogenannten Epithels und der grauen Substanz in sich schliesst und dass die weissen Stränge und die Commissur erst in zweiter Linie als eine äussere Belegmasse auftreten. Wie dies geschieht, wird noch weiter zu ermitteln sein, doch ist es sehr wahrscheinlich, dass, wie Bidder und Kupffer und

Fig. 374. Querschnitt des Halsmarkes eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von 0,56‴ Höhe und 0,44‴ Breite am breitesten Theile, 50mal vergrössert. *c* Centralkanal; *e* epithelartige Auskleidung desselben; *g* vordere graue Substanz mit einem dunkleren Kern, aus dem die vordere Wurzel entspringt; *g'* hintere graue Substanz; *v* Vorderstrang; *h* Hinterstrang; *c a Commissura anterior*; *m* vordere, *s* hintere Wurzel; *v'* hinterer Theil des Vorderstranges (sogenannter Seitenstrang); *e'* dünner Theil der Auskleidung des Centralkanales in der hinteren Mittellinie.

ich schon vor Jahren annahmen, die Nervenfasern ursprünglich als zarte kernlose Ausläufer der innern Zellen des Markes auftreten. Mit Bezug auf die Zahl der Stränge kann nicht bezweifelt werden, dass eigentlich nur zwei Paare solcher vorhanden sind und dass die Seitenstränge in der ersten Anlage der weissen Substanz nicht enthalten sind.

Es ergeben sich mithin mit Bezug auf die erste Bildung des Markes folgende Sätze:

1. Das Mark besteht nach der Schliessung der Rückenfurche aus einem Kanale, dessen Wandungen von ganz gleichartigen radiär gestellten Zellen gebildet werden.

2. In zweiter Linie bildet sich in dieser Wand eine Scheidung in zwei Lagen, von denen die äussere zur grauen Substanz sich gestaltet, während die innere als Auskleidung des Centralkanales erscheint.

3. Die weisse Substanz erscheint später als die graue Substanz und ist eine äussere Belegung derselben, die unzweifelhaft in erster Linie von den Zellen der grauen Substanz geliefert wird. Die Zahl der Stränge ist vier, zu denen noch eine weisse Commissur kommt und treten die ersteren von Anfang an paarig auf.

Weitere Entwicklung des Markes.

Die weitere Entwicklung des Markes des Menschen anlangend, in Betreff welcher auch einige Erfahrungen von Clarke vorliegen (l. i. c.), so zeigen die Figg. 375 und 376 Querschnitte des Markes von einem acht Wochen und einem neun bis zehn Wochen alten menschlichen Embryo und stellt sich bei Vergleichung dieser Figuren mit Fig. 374 leicht heraus, dass das Wachsthumsgesetz des Markes im Allgemeinen das ist, dass, während der Centralkanal nach und nach verkümmert, die graue Substanz sowohl als und vor Allem der weisse Beleg an Masse zunehmen. Einzelnes anlangend, so zeigt erstens der Centralkanal eine von hinten nach vorn fortschreitende Atrophie, welche allem Anscheine nach vor Allem durch die mächtige Entwicklung der Hinterstränge bewirkt wird. So geschieht es, dass derselbe allmälig von der Oberfläche ins Innere sich zurückzieht und endlich nur noch einen relativ kleinen Raum im Centrum des Markes einnimmt. Bei dem in der Fig. 374 dargestellten Marke eines sechs Wochen alten Embryo liegt der Kanal an der hinteren Fläche des Organs frei zu Tage und nimmt sogar die ganze Breite desselben ein, es dauert jedoch dieser Höhepunct der Entwicklung nicht lange, denn schon beim achtwöchentlichen Embryo finden wir den Centralkanal, obschon immer noch weit, doch mit seiner hinteren Hälfte sehr verkümmert, theilweise verwachsen und nur noch in einer geringen Ausdehnung an der Oberfläche des Markes, jedoch im Grunde einer kleinen Furche

zwischen den Hintersträngen befindlich. Im dritten Monate endlich zieht sich der Centralkanal ganz ins Innere zurück und schwindet noch mehr. In der neunten Woche (Fig. 376) läuft auf dem Querschnitte die hintere Hälfte in eine schmale Spitze aus, welche noch etwas zwischen die Hinterstränge eindringt, jedoch die Oberfläche lange nicht erreicht.

Fig. 375.

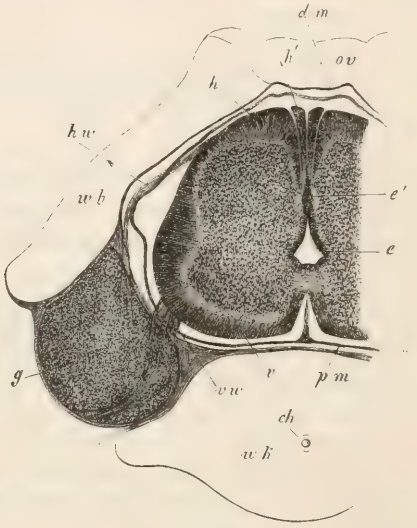


Fig. 376.

und in der zwölften Woche liegt der Kanal ganz und gar im Innern, so dass er nun durch graue Substanz, die *Commissura grisea*, von den Hintersträngen getrennt ist. Doch sieht man auch um diese Zeit noch eine Andeutung des verkümmerten Theiles des Kanals in einem spitzen Anhange seines Epithels, der mehr weniger weit gegen die Hinterstränge sich erstreckt und keine deutliche Structur mehr besitzt.

Fig. 375. Rückenmarksquerschnitt eines menschlichen Embryo von acht Wochen von $1\frac{1}{3}$ mm Höhe und $1\frac{1}{2}$ mm Breite, 50mal vergrössert. Bezeichnung wie in Fig. 374. *h'* hervorragende Theile der Hinterstränge, die später als besondere Keilstränge erscheinen; zwischen ihnen bei *c* Epithel des Centralkanals.

Fig. 376. Querschnitt durch einen Halswirbel und das Mark eines 9—10 Wochen alten menschlichen Embryo, 35mal vergrössert. Höhe des Markes $1\frac{1}{2}$ mm, Breite 2—$2\frac{1}{4}$ mm; *e* Epithel des Centralkanals; *e'* in Obliteration begriffener hinterer Theil desselben; *v* Vorderstrang; *h* Hinterstrang; *h'* Keilstrang desselben; *v w* vordere Wurzel; *h w* hintere Wurzel; *g Ganglion spinale; p m Pia mater; d m Dura mater;* der Wirbelanlage noch dicht anliegend; *w k* Wirbelkörper; *c h* Chordarest; *w b* Wirbelbogen knorpelig; *o w* Rest der *Membrana reuniens superior*.

Das Epithel des Centralkanales junger Embryonen ist sehr dick und wenigstens drei- bis vierschichtig. Später wird dasselbe dünner, und werden die äusseren Zellenlagen in den Bereich der grauen Substanz gezogen, was nicht befremden kann, wenn man weiss, dass das Mark ursprünglich aus ganz gleichartigen Zellen besteht, von denen das spätere sogenannte Epithel nur den letzten Rest bildet, der zu keiner Zeit scharf gegen die umgebenden Theile abgesetzt ist.

Von der Entwicklung der Vorderstränge lehren die gegebenen Figuren, dass dieselben beim weiteren Wachsthume des Markes immer mehr sich verdicken und verbreitern, so dass sie schon beim acht Wochen alten Embryo mehr als die Hälfte des Markes einnehmen; jedoch erreichen um diese Zeit ihre hinteren Enden oder die Seitenstränge der Autoren die Hinterstränge noch nicht und sind durch eine später schwindende Seitenfurche von denselben geschieden. Eine tiefere Furche bildet sich vorn durch das stärkere Wachsthum der Stränge gegenüber den inneren Theilen, die vordere Spalte, welche schon am Ende des zweiten Monates gut entwickelt aber noch breit ist und am Ende des dritten Monates nahezu die bleibenden Verhältnisse zeigt. Beim Embryo von neun bis zehn Wochen (Fig. 376) sind die Vorderstränge und Hinterstränge zur Vereinigung gelangt und die graue Substanz rings von der weissen Masse umgeben. Die hinteren Stränge, die anfangs ganz seitlich ihre Lage haben, dehnen sich bald so gegen die hintere Mittellinie aus, dass sie schon in der achten Woche hier dieselbe Stellung einnehmen, wie die vorderen Stränge an der anderen Seite. Sehr bemerkenswerth sind um diese Zeit zwei besondere leistenartige Hervorragungen dieser Stränge, zwischen denen eine wirkliche hintere Längsspalte sich findet. Später rücken diese Leisten unter Verdrängung des Centralkanals dicht an einander, so dass die Spalte ganz schmal wird (Fig. 376), doch tritt keine Verwachsung derselben ein und findet man schon im Anfange des dritten Monates eine bindegewebige Scheidewand zwischen denselben, die jedoch nie mit der *Pia mater* aus der Spalte sich herauszieht. Während dies geschieht, ändert sich auch die Gestalt der Hinterstränge in der Art, dass die leistenförmigen Erhebungen immer mehr in dasselbe Niveau mit den äusseren Theilen kommen, dafür aber tritt im Innern eine Art Trennung ein und erscheinen dieselben im dritten Monate deutlich als besondere Keilstränge (Fig. 376) zu beiden Seiten der hinteren Längsspalte. Offenbar sind diese embryonalen Keilstränge dieselben Bildungen, welche Goll in seinen Beiträgen zur feineren Anatomie des Markes als die »dunklen Keile« der Hinterstränge (Goll'sche Stränge ich) bezeichnet und deutet ihr frühes Auftreten und ihre scharfe Sonderung auf besondere anatomisch-physiologische Bezie-

hungen, über welche ohne weitere Anhaltspuncte sich auszusprechen zu Nichts führen kann.

Von der grauen Substanz ist in morphologischer Beziehung nicht viel zu sagen. Dieselbe wächst gleichzeitig mit den weissen Strängen, wenn auch anfänglich langsamer als diese, immer mehr heran und zeigt schon im dritten Monate Andeutungen der Hörner, welche unstreitig dadurch zu Stande kommen, dass stellenweise die weisse, an anderen Orten die graue Substanz mehr wächst. So wird die seitliche Trennung der Hörner dadurch bedingt, dass gerade da, wo der Vorderstrang an den Hinterstrang angrenzt, ersterer eine starke Wucherung nach innen entwickelt und in ähnlicher Weise geschieht dieses auch an den anderen Orten.

Bildung der Rückenmarkshäute.

Die Häute des Rückenmarks sind meinen Erfahrungen zufolge keine Productionen der Medullarplatte oder des oberen Keimblattes, sondern der Urwirbel. Die *Pia mater* ist schon bei Hühnerembryonen vom vierten Tage sichtbar (Fig. 144 *mh*) und etwas später wird auch die harte Haut deutlich. Beim sechswöchentlichen menschlichen Embryo sind beide Häute ebenfalls deutlich, und beim Kaninchenembryo ist die ungemeine Entwicklung einer gallertigen Bindesubstanzlage an der vorderen Seite des Markes sehr auffallend (Fig. 250), die schon am 12. Tage deutlich ist und beim Menschen in solcher Stärke nicht gesehen wurde. Diese Lage, die am 16. Tage 0,13 mm misst, verbindet die Anlagen der Pia und Dura und macht später grösstentheils dem Subarachnoidealraume Platz, während ein Theil derselben zur *Arachnoidea* sich gestaltet. Gefässe zeigen sich beim Hühnerembryo nach Remak schon am neunten Tage im Marke, doch lässt er es unentschieden, ob dieselben selbständig in ihm entstehen, oder von aussen sich hereinbilden. Nach meinen Erfahrungen treten dieselben beim Kaninchen am 13—14. Tage auf in einem Stadium, welches dem der Fig. 374 vom Menschen entspricht und ist es unzweifelhaft, dass dieselben von aussen in das Mark hineinwachsen.

Ueber das Rückenmark menschlicher Embryonen hat in neuerer Zeit M. Pierret (Arch. d. Phys. V. 1873 pag. 534) einiges mitgetheilt, worin ich nur eine Wiedergabe meiner alten Beobachtungen finden kann.

Mark von Säugern.

Die ersten Zustände des Rückenmarks von Säugern sind bis jetzt nur von Hensen (l. i. c.) und mir bei Kaninchenembryonen an Querschnitten untersucht worden und verweise ich in dieser Beziehung auf die früheren Darstellungen und die Figg. 189—198, welche die allmälige Umbildung der Medullarplatte des Rumpfes und ihre Schliessung zum Rückenmarksrohre darthun. Die nächstfolgenden Stadien sind schon vor langer Zeit in einer sorgfältigen Arbeit von Bidder und Kupffer beschrieben worden, und haben später in Clarke und vor allem in Hensen treffliche Bearbeiter gefunden, denen mit Bezug auf das Histologische und die späteren Zeiten in unsern Tagen Flechsig

und Eichhorst sich anreihen. Was mich anlangt, so habe ich vor allem beim Kaninchen, dann aber auch beim Schafe, Schweine, Rinde, der Katze und dem Hunde eine Reihe Untersuchungen über die Entwicklung des Markes bei Embryonen gemacht, bei denen namentlich auch die Befunde von Flechsig und Hensen im Auge behalten wurden, über welche im Folgenden berichtet werden soll.

Mark des Kaninchens.

Beim Kaninchen zeigt das Mark bis zum 10. Tage keine Spur der späteren weissen Substanz, sondern besteht ganz und gar aus epithelähnlichen verlängerten Zellen, die am 9. Tage in den hinteren Seitentheilen in 7—8 Reihen stehen und am Boden und an der Decke nur eine dünne Lage bilden. Dann aber treten am 11. Tage gleichzeitig der Vorderstrang und der Hinterstrang als seitlich zusammenhängende Belege der bisherigen Anlage auf und etwas später erscheint auch die vordere Commissur in der bekannten Weise. Mithin unterscheidet sich das Rückenmark des Kaninchens von demjenigen des Menschen und (nach Bidder und Kupffer) auch des Schafes dadurch, dass bei ihm in der seitlichen Markgegend von Anfang an und gleichzeitig mit den Anlagen der Vorderstränge und Hinterstränge weisse Substanz erscheint. Zugleich mit dem ersten Auftreten der genannten Fasermassen oder vielleicht selbst etwas vor demselben sondert sich auch die zellige primitive Anlage des Markes in zwei Zonen, eine äussere, in welcher die Zellen mehr rundlich werden und eine innere, die den primitiven Charakter eines geschichteten Epithels mit cylindrischen und spindelförmigen Zellen noch beibehält, und zwar tritt diese Umbildung in der vorderen ventralen Hälfte des Markes früher auf als hinten und wird hier auch bald viel entwickelter, so dass dann dieser Theil des Organes viel mehr rundliche Zellen oder graue Substanz, wie diese Gewebsschicht von nun an füglich genannt werden kann, enthält als der andere, und die epithelartige Lage somit hier dünner ist als dort. An dem so gestalteten Marke sind auch schon die Nervenwurzeln zu erkennen, von denen später noch besonders die Rede sein wird.

Haben die genannten Veränderungen eine gewisse Höhe erreicht, so erscheint am 12.—14. Tage das Mark so, wie es die Fig. 377 von einem 14 Tage alten Kaninchenembryo wiedergibt. Das 0,68 mm hohe, hinten 0,58 und vorn 0,65 mm breite Mark zeigt vorn einen sehr engen spaltenförmigen Centralkanal, der im hinteren Theile sich verbreitert und zwei Ausbuchtungen besitzt. Die den Kanal begrenzende Epithellage e ist in der hinteren Hälfte des Markes viel breiter als vorn (bis zu 0,17 mm) und am dünnsten in der dorsalen und ventralen Mittellinie 30—40 μ). Umgekehrt erscheint die graue Substanz (ga, gp) vorn viel dicker als hinten. Vorn beginnt dieselbe neben dem Centralkanale und der vorderen Commissur (c) mit einer rundlichen Masse (ga) von 0,22 mm Breite, verschmälert sich dann aber bald in der Gegend, wo das Epithel dicker wird, auf die Hälfte des früheren Durchmessers und ist da, wo die Hinterstränge liegen, kaum mehr 15 μ dick. Ueber diese Stränge hinaus lässt sich keine graue Substanz nach hinten verfolgen und bildet hier das Epithel in einer Ausdehnung von 0,38 mm die dorsale Fläche des Markes für sich allein.

Weisse oder faserige Substanz umgibt das ganze Mark mit Ausnahme der eben genannten Stelle. Vorn in der Mitte liegt die 34 μ dicke vordere Commissur, von welcher aus Fortsetzungen vor allem dicht neben dem Epithel des

Centralkanales, aber auch weiter lateralwärts in die vordere graue Substanz ausstrahlen. Mit der genannten Commissur unmittelbar verbunden sind die Vorderstränge (*a*), die vorn 34 μ messen und seitlich auf 19—22 μ heruntergehen. Ihre Grenze lässt sich vielleicht etwas willkürlich an einer kleinen einspringenden Verbreiterung von 40 μ setzen, auf welche dann die kurzen, anfangs 22—26 μ dicken Seitenstränge folgen, die da, wo sie die Hinterstränge erreichen, nur 15 μ messen. Die Hinterstränge endlich sind kurze, im Querschnitte fast elliptische Massen, deren breitester Theil von 30 μ, aus welchem auch die sensiblen Wurzeln hervorgehen, nach vorn zu liegt, während der Strang nach hinten ganz dünn ausläuft.

Bezüglich auf den feineren Bau, so besteht das Epithel des Centralkanales aus verlängerten Zellen von Kegel- und Spindelform, die im Allgemeinen in der Querrichtung des Centralkanales stehen und nur in der Gegend der oberen und unteren Mittellinie sich aufrichten und schiefe Uebergangsstellungen zeigen. Von diesen Zellen aus, deren Kerne länglich rund sind, erstrecken sich überall da, wo sie an die graue Substanz grenzen, feine blasse Fäserchen (Radiärfäserchen) in diese Substanz, welche derselben ein mehr weniger entschiedenes querstreifiges Aussehen geben und in der weissen Substanz der Oberfläche sich verlieren, nach Hensen bis über die Oberfläche des Markes hinaus zur Pia gehen.

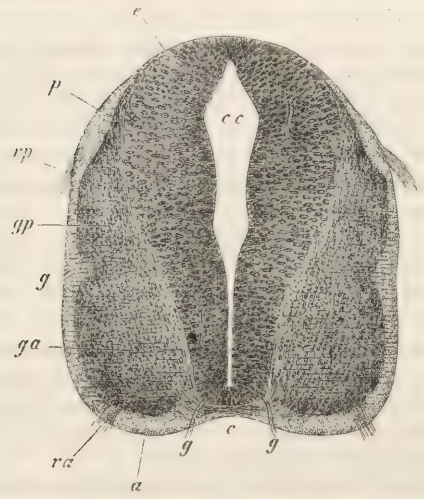


Fig. 377.

Die weisse Substanz besteht in allen Strängen aus feiner Punctmasse, die, wie Längsschnitte ergeben, die Querschnitte von feinen Fäserchen darstellt, und in den Hintersträngen etwas gröber erscheint als anderwärts. Ausserdem finden sich in allen Strängen, besonders in den Hintersträngen vereinzelte Kerne, die nicht alle Blutgefässen anzugehören scheinen und vielleicht als von der grauen Substanz abgelöste Elemente zu betrachten sind. Die vordere Commissur besteht aus feinsten queren Fäserchen, welche nach beiden Seiten in die graue Substanz ausstrahlen und in derselben eine sehr deutliche Streifung bewirken, die mit derjenigen der Ausläufer der Epi-

Fig. 377. Querschnitt des Markes eines Kaninchenembryo von 14 Tagen aus der Halsgegend. Vergr. 68. *cc* Centralkanal; *a* Vorderstrang; *ra* Vordere Wurzel; *gg* Gefässe; *p* Hinterstrang; *rp* hintere Wurzel; *ga* motorischer grauer Kern; *gp* sensibler grauer Kern, Ursprungsstellen der Wurzeln; *c Commissura anterior* sollte ganz querstreifig sein; *e* scheinbares Epithel des Centralkanales.

thelzellen sich kreuzt und vor allem in der Richtung gegen die Seitenstränge und die Hinterstränge verläuft.

In der grauen Substanz vermag ich ausser den genannten zwei sich kreuzenden Fasersystemen mit Bestimmtheit keine weitere Zwischensubstanz zu erkennen. Die die Hauptmasse derselben bildenden Nuclei gehören wohl alle Zellen an, doch sind die Grenzen und Formen derselben um diese Zeit nicht zu erkennen. Die einen Nuclei sind länglich und begleiten die beiden Fasersysteme, vor allen das der vorderen Commissur, wogegen rundliche in allen Gegenden vorkommen und an bestimmten Stellen Anhäufungen bilden, vor Allem am Ursprunge der vorderen Wurzeln, wo manchmal wie zwei Nervenkerne (Stilling), ein vorderer und ein seitlicher, sich finden, während andere Male die ganze Gegend wie Ein grosser rundlicher Kern erscheint.

Die im Marke vorkommenden ziemlich zahlreichen Capillaren treten vor allem zu beiden Seiten der vorderen Commissur und seitlich, wo die weisse Substanz etwas verdickt ist, ein (S. auch Hensen, Fig. 56), fehlen aber auch an anderen Stellen der Seitenflächen nicht. Bemerkenswerth ist ihr Eindringen in das sogenannte Epithel, in dem sie der Markhöhle bis auf 22—35 μ nahe kommen. Noch bemerke ich, dass das Rückenmark in diesem Stadium und noch später eine so scharfe Begrenzung zeigt, dass man sich des Gedankens an das Vorkommen einer besonderen Hülle kaum erwehren kann. Nichts desto weniger läugnet Remak, bei dem ich die Thatsache zuerst erwähnt finde (S. 89 die Anwesenheit einer Membran, wie mir scheint mit Recht, wogegen Hensen, der dieselbe als Abkömmling einer ursprünglich zwischen Ectoderma und Mesoderma liegenden Haut *Membrana prima* nennt, und Balfour für eine solche einstehen.

Bei der weiteren Entwicklung des Markes gehen die Zunahme der weissen Stränge und der grauen Substanz einerseits und die Verschmälerung des Epithels des Centralkanales und die Verengerung dieses Kanales anderseits Hand in Hand. Die Stränge anlangend, so ist die rasche Zunahme des anfänglich so unbedeutenden Seitenstranges eine bemerkenswerthe Erscheinung. Das Mark eines auffallend weit entwickelten Embryo von 14 Tagen zeigte am 0,82 mm breiten Dorsaltheile einen Seitenstrang von 0,085 mm und am 1,07 breiten Halstheile einen solchen von 0,14 mm, während die übrigen Stränge bedeutend zurücktraten. Bei einem Embryo von 18 Tagen betrug das Halsmark 1,19 mm in der Breite und der Seitenstrang an seinem dicksten Theile 0,19 mm. Am 23. Tage endlich mass das Halsmark 2,0 mm und der Seitenstrang 0,39 mm. Gleichzeitig mit der Verdickung des Seitenstranges wird auch an der *Medulla oblongata* die *Decussatio pyramidum* und die Pyramide sichtbar und darf es nach den Erfahrungen von Flechsig wohl als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, dass die Entwicklung des Seitenstranges von der *Medulla oblongata* aus nach unten fortschreitet.

Die Hinterstränge zeigen als erste Aenderung die, dass sie immer mehr der hinteren Mittellinie sich nähern. Bei dem oben erwähnten Embryo von 14 Tagen waren dieselben hinten nur noch um 0,25 mm von einander entfernt, am 16. Tage betrug diese Grösse bei einer Breite des Halsmarkes von 1,04 noch 0,15 mm, und am 17. Tage hatten die genannten Stränge die hintere Mittellinie erreicht. Nach dieser Zeit entwickeln sich die Hinterstränge in das Innere gegen den Centralkanal zu, ohne, wie es scheint, besondere Keilstränge zu bilden, und sind am 18. Tage neben der hinteren

Mittellinie 0,12 mm, und am 23. Tage 0,57 mm dick. In den seitlichen Theilen nehmen die Hinterstränge nur langsam an Dicke zu und massen bei dem oben erwähnten 14tägigen Embryo 15—26 μ, am 16. Tage 38 μ, am 18. Tage bis zu 76 μ, und am 23. Tage ebensoviel, wobei zu bemerken ist, dass die seitlichen Theile am Hinterhorn so dünn werden, dass das letztere fast die Oberfläche erreicht.

Von den Vorderströngen ist weniger Auffallendes zu erwähnen. Langsam an Dicke zunehmend, wölben sich ihre an die Commissur grenzenden Theile in Folge der Entwicklung des Vorderhornes immer mehr nach vorn und entsteht so eine immer tiefer werdende Spalte zwischen diesen Strängen. In Folge dessen wird auch die Commissur immer unscheinbarer. Die Dicke dieser Stränge ist vorn neben der Furche am 14. Tage 84 μ (Halsmark) und 86 μ (Dorsalmark), am 16. Tage 0,11 mm (Halsmark), am 18. Tage 0,11—0,14 mm (Halsmark), und am 23. Tage 0,14—0,17 mm.

In der grauen Substanz sind die bemerkenswerthesten Veränderungen die, dass diese Substanz je länger je mehr an Masse zunimmt und immer deutlicher in vier Massen, die Hörner, sich auszieht, während zugleich der Centralkanal enger wird. Die Zunahme der grauen Substanz geschieht in einer doppelten Weise, einmal dadurch, dass immer mehr von dem sogenannten Epithel des Centralkanals in den Bereich derselben gezogen wird und unmittelbar in graue Substanz sich umwandelt, und zweitens durch Vermehrung ihrer Elemente an Zahl, und zwar sind die Puncte des intensivsten Wachsthums die Gegenden der Vorderhörner und Hinterhörner, in Folge dessen eben dieselben immer mehr vorspringen. Während so die graue Substanz gewinnt, wird der Centralkanal enger und schliesslich in seiner ganzen hinteren Hälfte so zusammengedrückt, dass er verödet, während sein Epithel hier z. Th. auch noch in graue Substanz übergeht, z. Th. in indifferentes Fasergewebe sich umbildet.

Von Einzelnheiten theile ich aus dieser späteren Zeit folgende mit:

Bei dem oben erwähnten vorgerückten Embryo von 14 Tagen ist der Centralkanal hinten eine enge Spalte, vorn etwas weiter mit einer kleinen Ausbuchtung in der Mitte. Sein Epithel misst vorn 32—37 μ, hinten bis 0,135 mm. Vergleicht man mit diesen Zahlen die oben von einem jüngeren Embryo von 14 Tagen gegebenen, die nicht viel mehr betragen, so ist die Zunahme der grauen Substanz um so auffallender, da dieselbe in der Gegend der Vorderhörner 0,24 mm, und medianwärts von den Hintersträngen sogar 0,18—0,21 mm in der Breite misst. Die grosse Zunahme der grauen Hinterhörner an Breite gegen früher beweist, dass hier eine rasche Vermehrung der vorhandenen Zellen stattgefunden haben muss und die Umwandlung der Epithelzellen des Centralkanals in graue Substanz nicht die einzige Quelle ist, aus der dieselbe sich vermehrt. Bezüglich auf den Bau ist schon jetzt auffallend, dass die Elemente der Hinterhörner kleiner sind als die der *Cornua anteriora* und auch dichter stehen, so dass diese Hörner an mikroskopischen Schnitten ziemlich gut begrenzt erscheinen.

Bei einem Embryo von 16 Tagen beginnt das Epithel der hinteren zwei Fünftheile des Centralkanales in graue Substanz sich umzuwandeln und sind nur noch vorn die charakteristischen Spindelzellen an demselben wahrzunehmen. Am 18. Tage ist diese Umwandlung vollendet und nun ist auch der Centralkanal in einer Ausdehnung von 0,32 mm im hinteren Theile des Markes

ganz verödet, und nur noch in einer Länge von 0,37 mm im mittleren und vorderen Theile des Markes offen, im Querschnitte einer rautenförmigen Spalte gleich. Hinten findet sich an der Stelle, wo derselbe früher sich befand, zwischen den Hintersträngen eine schmale faserige Masse mit spärlichen Kernen, die auch noch etwas in die graue Substanz hineinzieht und dann in eine konische Verlängerung des Epithels des Kanales sich fortsetzt. Die grauen Hörner sind in diesem Stadium schon sehr deutlich ausgeprägt. Die 0,4 mm in der Breite messenden Hinterhörner erreichen mit ihren seitlichen Ecken fast die Oberfläche des Markes und stehen nur um etwa 20 μ von derselben ab. In der Gegend der Seitenstränge misst die graue Substanz 0,27 mm und an den Vorderhörnern wieder 0,4 mm.

Bei einem 23 Tage alten Embryo hat das Mark wesentliche Veränderungen erlitten. Der Centralkanal beträgt nur noch 0,15 mm im *Diameter antero-posterior* und ist 0,2 mm vom Grunde der vorderen Spalte entfernt. Von seinem Epithel aus ziehen v o r n und h i n t e n Fasern bis zur Oberfläche des Markes, um in den Hüllen sich zu verlieren. Hinter dem Kanale hat sich nun eine 0,27 mm dicke Lage grauer Substanz (*Commissura grisea*) entwickelt, und in dieser erscheinen unmittelbar vor den Hinterhörnern äusserst deutlich feine Fasern, deren Mehrzahl rückwärts in die Hinterhörner zieht und somit die vorderen Spitzen der Hinterstränge bogenförmig umgibt. Die Hinterhörner stellen 0,85 mm breite und 0,25 mm dicke (*Diameter antero-posterior*) feinzellige Massen dar, deren inneres (vorderes) Ende neben der vorderen Spitze der Hinterstränge mit einem kleinen unmittelbar vor diesen gelegenen Kerne grauer Substanz in Verbindung steht, der vielleicht als Clark'sche Säule betrachtet werden darf. Zwischen dem vorderen Ende dieser Kerne und den lateralen vorderen Ecken der Hinterhörner zeigt die graue Substanz eine auffallende Zahl von kleinen Längsbündeln von feinen Nervenfasern, die in früheren Stadien nicht wahrgenommen wurden. — Die Vorderhörner messen in diesem Stadium 0,65 mm in der Breite und zeigen nun deutlich vorn zwei Anhäufungen grosskerniger Zellen, die motorischen Zellen der Vorderhörner.

Den feineren Bau dieses Markes anlangend, so hebe ich als wichtig hervor, dass in diesem Stadium zuerst in den weissen Strängen reichlichere Massen von kleinen runden und länglichen Kernen (mit dazu gehörigen Zellen?) auftreten, die nicht den Gefässen angehören und die erste Andeutung der zelligen Bindesubstanz der Stränge darstellen, Elemente, die kaum anders denn als im Verlauf der Gefässe hereingewucherte Bindesubstanz aufzufassen sind. Diese Bindesubstanz, die sicher auch in der grauen Substanz nicht fehlt, aber in derselben nicht leicht zu erkennen ist, ist am reichlichsten in den Vordersträngen. Dann folgen die hintersten Theile der Hinterstränge, und am spärlichsten erscheint dieselbe in den vordersten Theilen der Hinterstränge gegen die *Commissura grisea* zu und in den Seitensträngen. — Markhaltige Fasern zeigte das Rückenmark auch um diese Zeit noch nicht, was gewiss alle Beachtung verdient, wenn man bedenkt, dass das Kaninchen nicht länger als 28 Tage trägt und die betreffenden Embryonen mithin nur noch 5 Tage von ihrer Reife entfernt waren.

§ 41.

Peripherisches Nervensystem.

Allgemeines über die Entwicklung desselben.

Die älteren Anatomen gingen von der Ansicht aus, dass die Bildung aller Nerven vom Gehirn und Rückenmark aus erfolge und dass dieselben dann ganz allmälig gegen die Peripherie des Körpers fortwachsen und findet sich dieselbe noch im Jahre 1827 durch Tiedemann vertreten (Zeitschr. f. Phys. III. 1. S. 25). Zu dieser Aufstellung hatte wohl vor Allem das frühe Erscheinen von Gehirn und Mark und dann auch der Umstand Veranlassung gegeben, dass unstreitig zwei der höheren Sinnesnerven aus dem Gehirne sich hervorbilden. Im Jahre 1828 bemerkte jedoch v. Baer (Entw. I S. 110), dass aus dem letzteren Umstande noch nicht folge, dass auch die anderen Nerven in dieser Weise entstehen, indem, wenn auch die höheren Sinnesorgane aus dem Gehirne sich bilden, so doch die Bauch- und Rückenplatten, d. h. die Theile, in denen die Spinalnerven sich ausbreiten, unabhängig vom Rückenmarke entstehen. v. Baer erklärt, es sei ihm ebenso unwahrscheinlich, dass die Nerven aus den Muskeln oder den anderen Organen in den Centraltheil hineinwachsen, als das Entgegengesetzte, und spricht er sich dahin aus (vergl. auch II. S. 102), dass die Nerven durch histologische Sonderung da sich bilden, wo sie sich finden und gleich von Anfang an mit Ursprung und Ende angelegt werden, so dass keine Verwachsung ursprünglich getrennter Theile irgendwo vorkomme. Zu dieser zweiten Aufstellung, welcher bald die Mehrzahl der Forscher huldigte, und die auch in den Handbüchern ihre Vertretung fand (s. Bischoff, Entw. S. 197), gesellte sich nun noch eine dritte, die in ihren Anfängen auf Serres zurückgeht, nach welcher die peripherischen Nerven ganz selbständig sich bilden und erst in zweiter Linie mit Hirn und Mark verwachsen sollen (Anat. comp. du cerveau. Paris 1824. I. pag. 209 flgde., 346 u. flgde., 503). Die Gründe, die Serres vorbrachte, waren jedoch so mangelhaft, dass seine Hypothese nicht den geringsten Anklang fand und schon von Tiedemann als irrig und keiner Widerlegung werth erachtet wurde.

Tiedemann. v. Baer. Serres.

In unsern Tagen tauchten alle genannten drei Grundanschauungen nur in umgekehrter Reihenfolge wieder auf, wobei jedoch manche Umgestaltungen derselben, entsprechend den Fortschritten der Wissenschaft, sich ergaben. In erster Linie trat Remak als Vertheidiger der selbständigen Entstehung gewisser Theile des peripherischen Nervensystems auf, indem er den Nachweis versuchte, dass beim Hühnchen sowohl die Ganglien gewisser Kopfnerven (V. VII. VIII. IX. u. X. Paar) als auch diejenigen aller Spinalnerven ganz unabhängig entstehen und

Remak.

ursprünglich ohne alle Verbindung mit dem centralen Nervensysteme sind und ferner wahrscheinlich machte, dass auch gewisse Theile des Sympathicus unabhängig von den anderen peripheren Nerven sich entwickeln (Nr. 9 S. 37. 41. 94. 111; Nr. 200 S. 23 u. folgde.). Im Uebrigen hat Remak nirgends bestimmtere Andeutungen gegeben, wie eigentlich die Entwicklung des peripheren Nervensystems vor sich gehe, doch findet man bei ihm noch die Bemerkungen: 1) dass die sensiblen Wurzeln von den Ganglien und die motorischen Wurzeln von den Stämmen aus gegen das Mark sich bilden, und 2) dass alle eben entstandenen Nerven aus ganz homogenen Fasern ohne Kerne bestehen, welche letzteren erst nachträglich sich bilden sollen (Nr. 200 S. 11 und 26).

Diese Angaben Remak's wurden, was die selbständige Entstehung der Spinalganglien — die Remak, wie wir wissen, von den Urwirbeln ableitet — anlangt, bis auf die neueste Zeit von fast allen Beobachtern angenommen, unter denen ich nur Bidder und Kupffer, mich selbst, Foster und Balfour und Götte (S. 531 nennen will, doch ergab sich auch sehr bald eine wesentliche Abweichung dadurch, dass für die motorischen Wurzeln zu der alten Lehre von dem Entspringen der Nerven aus den Centralorganen zurückgegangen wurde, indem Bidder und Kupffer und ich selbst, gestützt auf die Thatsachen einmal, dass diese Wurzeln nie ohne Verbindung mit dem Mark zur Beobachtung kommen und zweitens in ihrer frühesten Form einzig und allein aus kernlosen feinsten Fäserchen ohne Beimengung von Kernen oder Zellen bestehen, die Behauptung aufstellten, dass dieselben aus den Zellen der grauen Substanz des Markes hervorwachsen. Bei dieser Annahme waren für mich auch noch besonders massgebend die Erfahrungen von Remak über das Einwachsen der Nervenstämme in die sich bildenden Extremitäten des Hühnchens (S. Nr. 9 Fig. 43) und die Beobachtungen von Remak, Bidder-Kupffer und mir selbst über das erste Auftreten der weissen Stränge des Rückenmarkes (siehe oben), die zur Aufstellung führten, dass deren Fasern ebenfalls als Ausläufer der Zellen der grauen Substanz auftreten. In Würdigung aller dieser Thatsachen und meiner alten Erfahrungen über die Entwicklung der Nerven in den Schwänzen der Froschlarven, die ich immer noch aufrecht erhalte und denen auch die neuesten Erfahrungen (siehe Calberla im Arch. f. mikr. Anat. XI 1875, und Leboucq in Bull. de l'Acad. roy. d. Belgique 1876) nicht entgegenstehen, kam ich dazu die Hypothese aufzustellen, dass die motorischen Nervenfasern mit ihren Axencylindern aus den Nervenzellen des Markes hervorwachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie wuchern, während ihre kernhaltigen Scheiden einer Umhüllung der Axencylinder mit peripherischen Zellen ihren Ursprung verdanken.

Bidder-Kupffer ich.

Noch bevor diese Rückkehr zu den älteren Anschauungen zu einer weiteren Ausbildung gelangte, feierte auch die obengenannte v. Baer'sche Hypothese von der selbständigen Entstehung der Nerven in ihrem ganzen Verlaufe ihre Auferstehung durch eine sehr bemerkenswerthe
Hensen. Aufstellung von Hensen (Virch. Arch. Bd. 31. 1864 und Zeitschr. f. Anat. und Entw. Bd. I. S. 372). Hensen nimmt an, dass die Nervenzellen der Centraltheile und die peripherischen Endorgane, in denen die Nervenfasern enden, die er in erster Linie überall als Zellen sich denkt (Muskelzellen, sensible Endzellen), von den allerfrühesten Zeiten der embryonalen Entwicklung an untereinander in Verbindung sind und in steter Verbindung bleibend weiter wuchern, wobei beliebig oft wiederkehrende Zellentheilungen und Spaltungen der Verbindungsfäden derselben, ohne oder mit Trennung der betreffenden Theile, jede nöthige Menge von Zellen und Fasern und jeden Verästelungstypus der letztern zu erklären geeignet wären. Die Möglichkeit solcher Verhältnisse zugegeben, wird die Frage aufzuwerfen sein, ob denn wirklich nachgewiesen ist, dass die Zellen des embryonalen Medullarrohres mit allen Zellen des mittleren Keimblattes, die später zu glatten oder gestreiften Muskelzellen sich umwandeln und mit allen Elementen des äusseren und inneren Keimblattes, die im Laufe der Zeit zu Sinnesendzellen sich gestalten, durch Ausläufer in Verbindung stehen, und da muss nicht nur jeder Unbetheiligte, sondern Hensen selbst mit »Nein« antworten, indem bis jetzt nirgends solche Verbindungen mit Sicherheit nachgewiesen sind und nur einige, mannigfache Deutungen zulassende Facta, wie das Vorkommen von feinen Fäserchen an der Oberfläche des embryonalen Rückenmarks, zur Unterstützung der betreffenden Hypothese sich anführen lassen. Diesen Thatsachen stehen ebenso viele oder mehr andere, eher besser gesicherte gegenüber, wie z. B. die, dass an vielen fertigen Nervenenden gar keine Endzellen vorkommen, dass an wachsenden Nerven freie Enden ohne Zellen zu beobachten sind, wie in den Schwänzen der Froschlarven, dass die hervorsprossenden Spinalganglien (s. unten) keine Beziehung zu irgend welchen anderen Theilen haben, dass bei den Elasmobranchiern nach Balfour die Schleimkanäle der Haut anfänglich gar nicht mit Nerven verbunden sind u. s. w. Unter diesen Verhältnissen bleibt es wohl dem subjectiven Ermessen eines Jeden überlassen, wie er zu dieser Frage sich stellt. Hensen »vermag keine Einrichtung sich zu denken, welche die Nerven, bei der Annahme eines einfachen Hervorwachsen derselben, an ihr richtiges Ende zu leiten vermöchte, welche es z. B. bewirken sollte, dass stets die vordere Wurzel an Muskeln, die hintere an nicht muskulöse Organe geht, dass keine Verwechslung eintrete zwischen den Nerven der Iris und denen der Augen-

muskeln u. s. w.« Andere vermögen dies allerdings auch nicht, finden jedoch diese Erscheinungen nicht wunderbarer, als wenn bei einem durchschnittenen gemischten Nerven stets die zusammengehörigen Fasern zusammenheilen, oder wenn bei der ersten Entstehung des motorischen Apparates Sehnen und Muskeln einerseits und die Knochen anderseits immer in ganz bestimmter Weise sich verbinden, und finden daher vorläufig keinen zwingenden Grund zur Annahme der genannten, wenn auch geistreichen, doch sicherlich sehr schwer durchzuführenden und auch thatsächlich für einmal nicht genügend gesicherten Hypothese.

Während die Hensen'sche Aufstellung zwar von verschiedenen Seiten einer billigen Würdigung sich zu erfreuen hatte, aber doch nirgends entschiedene Zustimmung fand, gewann gerade die Annahme einer centrifugalen Entwicklung der peripherischen Nerven, die er vor Allem bekämpft, in neuester Zeit entschieden das Uebergewicht, indem jetzt nicht nur die Hypothese von Bidder-Kupffer und mir, dass die motorischen Nerven vom Marke aus nach der Peripherie sich entwickeln, allgemeiner Anerkennung sich erfreut, sondern auch der ganz neue Satz sich erhebt, dass auch die sensiblen Wurzeln und sogar die Ganglien der Kopf- und Spinalnerven Productionen des Medullarrohres seien und aus demselben hervorwachsen. Diese neue Lehre nimmt ihren Ausgang mit den Angaben von His über die Entstehung der cerebrospinalen Ganglien, denen dann vor Kurzem neue Darstellungen sehr bestimmter Art von Seiten Balfour's und Hensen's folgten. His lässt diese Ganglien ganz abweichend von Remak nicht aus den Urwirbeln, sondern aus einer Wucherung des an das Medullarrohr angrenzenden Theiles des Hornblattes in die Tiefe hervorgehen, die er Zwischenstrang nennt, wogegen die sympathischen Ganglien von dem Urwirbelkerne abgeleitet werden. Der Zwischenstrang ist nach His anfänglich eine zusammenhängende Leiste, jedoch von Stelle zu Stelle mit stärker entwickelten, tiefer zwischen Urwirbel und Mark herabragenden Theilen, gliedert sich dann aber später während er vom Hornblatte sich löst in einzelne Stücke, die Spinalganglien, ab, die erst nachträglich mit dem Mark sich verbinden, indem wahrscheinlich die Fasern der hinteren Wurzeln von den Ganglien aus ins Mark hineinwachsen, was vor dem Deutlichwerden der vorderen Wurzeln statt hat. Bemerkenswerth ist mit Rücksicht auf die gleich zu erwähnenden späteren Darstellungen die Aeusserung von His (S. 117), »dass, da Medullarplatte und Zwischenstrang ursprünglich ein Ganzes bilden, über die Abgrenzung sich streiten lasse, die zwischen beiden Bildungen als definitiv angenommen werden dürfe.« His.

In anderer Weise fassen Balfour und Hensen diese Verhältnisse auf. Balfour.
Nach Balfour's an Elasmobranchiern gemachten Erfahrungen (Proceedings

Royal Society 1875 und II. ii. cc.) ist das, was His Zwischenstrang nennt, ein Auswuchs aus dem Medullarrohre und sind die hinteren Wurzeln und die Ganglien unmittelbare Abkömmlinge der Medullarplatte. Im Uebrigen fasst Balfour, wie His, die Anlage der Ganglien Einer Seite als eine ursprünglich zusammenhängende Platte auf mit dem Unterschiede jedoch, dass er beide Platten anfänglich auch in der oberen Mittellinie verbunden sein lässt, was übrigens auch His seinen Abbildungen zufolge wenigstens am Kopfe wahrgenommen hat.

Hensen. Die Untersuchungen Hensen's, die lange Zeit vor denjenigen von Balfour angestellt, aber später veröffentlicht wurden, beziehen sich auf das Kaninchen und melden in aphoristischer Weise nur soviel, dass die Spinalganglien aus dem Rückenmark hervorwachsen, was durch eine bildliche Darstellung (Fig. 54) versinnlicht wird, in der jedoch von einem Spinalganglion nichts, sondern anscheinend nur eine Wurzel zu sehen ist. Beim Hühnchen dagegen glaubt Hensen den Ursprung der Ganglien auf die untere Lage der Epidermis verlegen zu müssen, bekennt jedoch, diese Angelegenheit nicht hinreichend weit verfolgt zu haben.

Diesen wichtigen Angaben, die vor Kurzem von A. Milnes Marshall für das Hühnchen und die Kopfnerven des Frosches bestätigt worden sind (l. i. c.), habe ich seit dem Erscheinen der ersten Hälfte dieses Werkes alle Aufmerksamkeit gewidmet. Ein Theil dessen, was His Zwischenstrang genannt hat, war mir von der Ohrgegend und vom Rumpfe schon lange bekannt, und ist derselbe auch in der Fig. 117 der ersten Hälfte ohne Bezeichnung abgebildet, dagegen hatte ich bisanhin noch keine zusammenhängende Untersuchungsreihe über seine ferneren Gestaltungen angestellt, und im Vertrauen auf Remak's Angaben die Herkunft der Spinalganglien und der Ganglien der Kopfnerven aus dem mittleren Keimblatte angenommen. Nun ergibt aber eine sorgfältige Prüfung dieser Frage, dass die Angaben von Balfour, Hensen und A. M. Marshall vollkommen richtig sind und finde ich mich somit veranlasst, die Lehre von der Entwicklung der Spinalganglien aus den Urwirbeln, die den früheren Darstellungen dieses Werkes zu Grunde gelegt ist, fallen zu lassen.

Meine Erfahrungen sind im Einzelnen folgende:

Entwicklung der sensiblen Spinalwurzeln beim Hühnchen. Beim Hühnchen finde ich am Ende des 2. Tages die von Marshall geschilderten Verhältnisse. Um die 42.—44. Brütstunde erscheinen am Halse die ersten Spuren der hinteren Wurzeln bei einer Höhe und Breite des Markes von 0,106 : 0,079 mm in Form von einigen (2—3) anscheinend spindelförmigen Zellen, die der dorsalen Fläche des Markes dicht anliegen. Hier fügen sich dieselben ohne Abgrenzung an die oberfläch-

lichsten Markzellen an, während sie gegen die ventrale Seite zu bis in die Höhe der dorsalen Kante der Urwirbel sich erstrecken, welche sie jedoch etwas überschreiten, indem sie, dicht an der scharfen Begrenzungslinie des Markes gelegen, noch etwa 8 μ weit zwischen Mark und Urwirbel hinein sich erstrecken. An der dorsalen Seite grenzen die beschriebenen Anlagen der sensiblen Wurzeln unmittelbar an das Ectoderma, welches in dem Winkel zwischen Urwirbel und Mark 15—19 μ Dicke besitzt, dagegen über der Mitte des Medullarrohres auf 3—4 μ und noch weniger sich verdünnt.

Bei etwas vorgerückteren Embryonen vom Ende des zweiten Tages, deren Halsmark auf 0,21 Höhe 0,12 mm Breite besass, war die Anlage der sensiblen Wurzel schon erheblich vergrössert und bildeten die beiden Wurzeln wie einen zusammenhängenden Beleg der dorsalen Fläche des Markes Fig. 378, so jedoch, dass sich nicht bestimmen liess, wo das

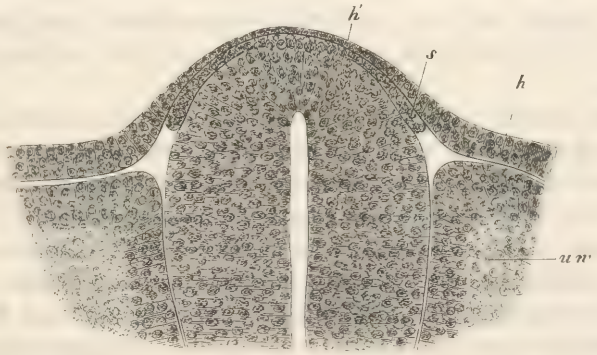


Fig. 378.

Mark aufhört und die Wurzeln beginnen und sich ebenso gut sagen liess, dass die Wurzeln neben der dorsalen Mittellinie des Markes ihren Ursprung nehmen. Ventralwärts reichten die Wurzeln noch nicht weiter als früher, obschon sie bedeutend länger waren und im Querschnitte aus mindestens 8—9 Zellen in einfacher Lage jederseits bestanden, was einfach davon abhängt, dass jetzt das Mark bedeutend mehr über die Urwirbel hervorragt als früher. Die Verhältnisse des Ectoderms waren

Fig. 378. Querschnitt durch das Mark und die angrenzenden Theile eines Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages. Vergr. 255. *uw* Urwirbel; *h* Hornblatt; *h'* verdünntes Hornblatt über dem Marke; *s* Anlage der sensiblen Wurzel.

wie früher, ferner zeigte sich die Chorda von den Urwirbeln noch nicht umwachsen, und grenzten Urwirbel und Mark ohne dazwischen gelagerte Zellen unmittelbar aneinander. An den Urwirbeln war die Muskelplatte noch nicht deutlich.

Zwischenformen zwischen den zwei Geschilderten zeigten Embryonen, deren Mark 0,19mm Höhe besass, und konnte ich mich an diesen auf das Bestimmteste davon überzeugen erstens, dass die Anlagen der sensiblen Wurzeln nicht mit den Urwirbeln zusammenhängen und zweitens, dass auch zwischen Urwirbel und Mark keine fremde Zellenschicht sich vorfindet, die etwa als eine von den Urwirbeln abgezweigte anzusehen wäre. Die erst genannte Thatsache ist durchaus nicht so leicht festzustellen und findet man Präparate genug, an denen es den Anschein hat, als ob von der dorsalen Kante der Urwirbel Zellen sich ablösten und zwischen Mark und Ectoderma heraufwucherten. Ich wenigstens kenne dieses Aussehen schon lange und habe mich durch dasselbe früher verleiten lassen, die sensiblen Wurzelanlagen als *Membrana reuniens superior* zu deuten und von den Urwirbeln abzuleiten, und kann ich es auch jetzt durchaus nicht für leicht erklären, zu einer anderen Einsicht zu gelangen.

Einmal angelegt, wachsen die sensiblen Wurzeln zwischen den Urwirbeln und dem Mark nach der Bauchseite und differenziren sich in einen neben dem Marke gelegenen dickeren Theil, das Spinalganglion, und einen mit dem Marke verbundenen dünneren Abschnitt, die sensible Wurzel, welche allmälig mehr an die Seite der dorsalen Rückenfläche des Markes gelangt. Bei einem Hühnchen des 3. Tages mit eben angelegten Extremitäten, einem Rückenmark von 0,37 mm Höhe und 0,26 mm Breite und einer Chorda, die an der ventralen Seite bereits umwachsen ist, messen die Spinalganglien in der Gegend der hinteren Extremitäten auf 0,045 mm Breite 0,12 mm in der Höhe und ragen über die Hälfte des Markes nach der Bauchseite herab. Vordere Wurzeln sind in diesem Stadium nun auch da, doch noch sehr unentwickelt, ebenso wie die Stämme der sensiblen Wurzeln jenseits der Ganglien, und von einer Vereinigung beider Wurzeln ist nichts zu sehen. Erst am 4. Tage bei Embryonen, wie dem in Fig. 372 dargestellten, an denen die weisse Substanz des Markes in Bildung begriffen ist, erkennt man nun auch die Stämme der Spinalnerven, und messen jetzt die Ganglien 0,31 mm in der Höhe und 0,11 mm in der grössten Breite, auch sind die Fortsetzungen der Stämme der Spinalnerven in die Extremitätenanlage und in die Bauchwand hinein angelegt.

Sensible Spinalwurzeln der Säugethiere.

Bei den Säugethieren gehen meine Erfahrungen über die Entwicklung der sensiblen Wurzeln nicht so weit wie beim Hühnchen.

Kaninchenembryonen von 9 Tagen zeigten zum ersten Male am Rumpfe zwischen dem Rückenmark und den Urwirbeln, an denen die Muskelplatte bereits deutlich war, eine zarte Zellenlage, die einerseits bis an die dorsale Seite des Markes unweit der Mittellinie, andererseits bis in die halbe Höhe des an einem Osmiumpräparate 0,15—0,19 mm hohen und 0,08 mm breiten Markes sich verfolgen liessen. Da weder die Urwirbel noch das Ectoderma eine Beziehung zu diesen Zellen zeigten, die dem Marke dicht anlagen und oben von demselben nicht mehr abzugrenzen waren, so glaube ich dieselben für die sensiblen Wurzeln halten zu dürfen, um so mehr, als im weitern Verlaufe diese Lage entschieden zu den Spinalganglien und sensiblen Wurzeln sich gestaltet. Embryonen von 9 Tagen und 3 Stunden zeigen in der vorderen Rumpfgegend die Spinalganglien bereits deutlich in Form langgestreckter schmaler Spindeln, die der Mitte des Markes dicht anliegen, und am 10. Tage sind dieselben noch grösser und messen in verschiedenen Gegenden von 15—57 μ in der Breite.

Von vorderen Wurzeln und weissen Strängen war am Mark um diese Zeit noch nichts zu sehen, und treten beide diese Theile erst am 11. Tage auf.

Die übrigen Verhältnisse der Spinalnerven anlangend, so hebe ich in erster Linie hervor, dass allem Anscheine nach bei den Säugern und beim Hühnchen die motorischen und sensiblen Wurzeln in Einer Höhe liegen, wogegen bei den Elasmobranchiern dieselben nach Balfour regelrecht alterniren. Die Lage der sensiblen Wurzeln und der *Ganglia spinalia* zu den Urwirbeln und bleibenden Wirbeln ist so, dass dieselben je dem vorderen Theile eines Urwirbels und dem hinteren Theile eines bleibenden Wirbels entsprechen; doch werden die Ganglien bald so gross, dass sie später eine fast zusammenhängende Reihe bilden. Während dieses Wachsthums ändern sie auch ihre Stellung und rücken aus den Seitengegenden des Rückenmarkes, denen sie anfänglich dicht anliegen (Fig. 372), nach und nach mehr nach der Bauchseite und gegen die Intervertebrallöcher zu, in welcher Lage sie die Fig. 376 von einem menschlichen Embryo der dritten Woche zeigt. Die Zeit des Auftretens ist bei den Spinalnerven so, dass sie beim Hühnchen nach den Kopfnerven am Ende des zweiten Tages zuerst sich zeigen, was jedoch nur von den sensiblen Wurzeln gilt, indem die motorischen Wurzeln stets später und nicht vor dem 3. Tage erscheinen. Auch ist zu bemerken, dass die Spinalnerven von vorn nach hinten sich ausbilden, während beim Gehirn eine Reihenfolge im Entstehen der einzelnen Kopfnerven bisher nicht zu beobachten war.

Kopfnerven. Die Kopfnerven anlangend, so sind die bisherigen Untersuchungen über ihre frühesten Zustände bei höheren Wirbelthieren noch so mangelhaft, dass ich mich veranlasst finde, Balfour's Untersuchungen an Elasmobranchiern hier herbeizuziehen (ll. ii. cc.).

Kopfnerven der Elasmobranchier. Nach diesem Forscher entsteht der *Quintus* bei Embryonen mit zwei Kiemenspalten, bei denen die Gehörblase eben aufgetreten ist (Balfour's Stadium H, Pl. XXIV in Journ. of Anat. Vol. X), nahe am vorderen Ende des Hinterhirns als ein paariger Auswuchs der dorsalen Mittellinie des Hirns vollkommen in derselben Weise wie die sensible Wurzel eines Spinalnerven. Von einer vorderen Wurzel dieses Nerven war an keinem Schnitte eine Spur zu sehen.

Der *Facialis* tritt ungefähr gleichzeitig mit dem *Quintus* auf, und zwar unmittelbar vor der offenen Gehörgrube, und sprosst genau in derselben Weise aus dem Hirn hervor. Eine vordere Wurzel des *Facialis* fehlt ebenso wie beim *Quintus*.

Der *Acusticus* ist bei seinem ersten Auftreten mit dem VII. Paare verbunden und trennen sich beide Nerven erst später von einander.

Etwas später als diese drei Nerven und ohne Verbindung mit ihnen entstehen hinter der Gehörgrube eine Reihe von Nervenwurzeln, die den *Glossopharyngeus* und *Vagus* bilden. Diese Wurzeln sprossen ebenfalls aus der dorsalen Mittellinie des Hinterhirns hervor und stehen anfänglich von beiden Seiten her miteinander in Verbindung, so dass die einzelnen Wurzeln jeder Seite wie als Fortsätze einer zusammenhängenden Platte erscheinen, welche Platte ausserdem auch mit einer ähnlichen Platte verbunden ist, welche nach Balfour's Entdeckung die sensiblen Wurzeln der Spinalnerven bei ihrem Entstehen vereint. Auch in dieser Gegend fehlten vordere Wurzeln ganz und gar.

Alle diese Nerven, die neben der dorsalen Mittellinie entstehen, rücken später mehr weniger an die Seiten des Hinterhirns herab, was mit Balfour aus einer Wucherung der dorsalen Mittelregion dieses Hirntheiles in die Breite zu erklären ist.

Kopfnerven der Vögel. In Betreff der weiteren Umwandlungen der genannten Kopfnerven der Plagiostomen auf Balfour verweisend, wende ich mich zu den Vögeln. Bei diesen entstehen die Nerven nach den Erfahrungen von His und mir früher, als Remak angegeben hatte, und zwar ungefähr in demselben Stadium wie bei Plagiostomen zur Zeit, wo die Gehörgrube sich entwickelt. Ein Hühnerembryo von 38 Stunden (Fig. 85) zeigte vor der Gehörblase die Anlagen zweier Nerven und eines Ganglion (*Quintus* und *Facialis*?), und bei dem Embryo der Fig. 76 vom Ende des 2. Tages erkannte ich je Eine Nervenanlage vor und hinter der Gehörgrube. His hat aus diesen Zeiten genauere Angaben über das Auftreten der einzelnen

Kopfganglien (S. 106), da demselben jedoch damals die Entstehung der gangliösen Nerven aus dem Medullarrohre selbst nicht bekannt war, so wage ich seine Angaben nicht zu verwerthen und gebe hier nur das, was A. Marshall und ich selbst im Anschlusse an Balfour gefunden. Nach Marshall hängen bei den Vögeln die Anlagen des *Vagus* und *Glossopharyngeus* anfangs zusammen und ebenso die vor der Gehörgrube auftretenden *Acusticus* und *Facialis*. Weiter vorn entsteht unabhängig von diesen beiden Nerven der *Quintus* an derselben Stelle wie bei Elasmobranchiern. Bemerkenswerth ist, was Marshall vom *Oculomotorius* und *Olfactorius* der Vögel mittheilt. Ersterer soll um die 80. Stunde an der Dorsalfläche des Mittelhirns nahe an der Mittellinie hervorsprossen, doch erfährt man nichts über die histologische Beschaffenheit seiner Anlage, ob sie nur aus Fäserchen ohne Zellen besteht, wie bei den motorischen Spinalwurzeln, oder aus Zellen, wie bei den sensiblen Wurzeln. Und was den *Olfactorius* anlangt, so soll derselbe am Ende des 3. und am 4. Tage als ein aus Spindelzellen bestehender solider Auswuchs aus den oberen seitlichen Theilen des Vorderhirns entstehen, eine Angabe, die mit der Darstellung von Remak, der zufolge die *Lobi olfactorii* des Hühnchens am Ende des 3. Tages als kleine birnförmige Bläschen am Boden der Hemisphärenblasen liegen, nicht zu vereinen ist, wenn sie nicht auf eine ausnahmsweise frühe Bildung der *Rami olfactorii* sich bezieht.

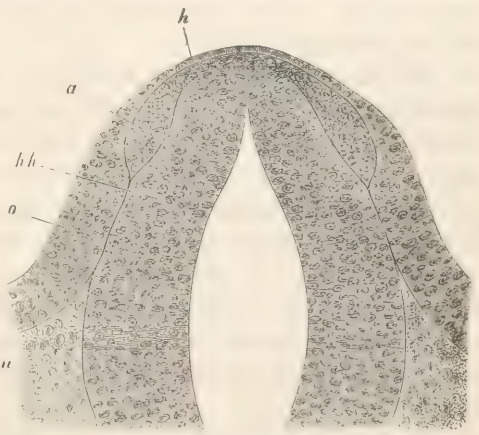


Fig. 379.

Ich selbst besitze nur über Einen Hirnnerven des Hühnchens und zwar über den *Acusticus* genauere Erfahrungen, wenn ich einen Nerven so nennen darf, der in der Gegend der Gehörblase hervorsprosst. In der 39. Stunde war von diesem Nerven noch nichts zu sehen, obschon die Gehörblase als weit offene Grube bereits angelegt war, dagegen fand

Fig. 379. Querschnitt durch das Hinterhirn und die angrenzenden Theile eines Hühnerembryo von 44 Stunden in der Gegend der Gehörblase. Vergr. 222mal. *o* Offene Gehörblase; *h* Ectoderma über dem Hinterhirn; *hh* Hinterhirn; *a* Anlage des *Ganglion acustici*.

sich in der 44. und 45. Stunde der Nerv so angelegt, wie die Fig. 379 denselben wiedergibt. Das 0,20 mm breite und 0,29 mm hohe Rückenmark ragte in der dorsalen Mittellinie wie in eine Leiste hervor und von dieser gingen nach beiden Seiten zwei platte Anhänge aus, die zwischen dem Marke einerseits und dem *Ectoderma* anderseits ventralwärts verliefen und an dem oberen Ende der Gehörgrube angelangt, angeschwollen und 21 μ breit endigten, so jedoch, dass von dieser Anschwellung noch ein kleiner spitzer Ausläufer ausging. Gestützt auf die anderweitigen Erfahrungen über die Entstehung der Spinalnerven halte ich den beschriebenen Auswuchs, der an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig liess, für die Anlage des *Nervus acusticus* mit seinem Ganglion, doch wäre es nach den Erfahrungen von Balfour bei den Elasmobranchiern und denen von Marshall möglich, dass auch der *Facialis* mit in dieser Anlage begriffen wäre.

Kopfnerven der Säuger.

In Betreff der Kopfnerven der Säuger, über welche bis jetzt gar keine Untersuchungen vorliegen, kann ich Folgendes mittheilen. Für die ersten beiden sogenannten Kopfnerven, *Olfactorius* und *Opticus*, verweise ich auf die betreffenden Kapitel bei den Sinnesorganen und bemerke hier nur Folgendes:

Olfactorius.

Der *Bulbus* und *Tractus olfactorius* sind, wie wir schon sahen, Hirntheile und bleibt auch der erste so, während der *Tractus olfactorius* durch das reichliche Auftreten von Nervenfasern das Ansehen eines Nerven gewinnt, ohne zu einem solchen zu werden und eher die Vergleichung mit den weissen Hirncommissuren oder mit dem *Nervus opticus* (die Begründung siehe beim Auge) zulässt. Was dagegen die *Nervi olfactorii* anlangt, so sprossen dieselben nach meinen Beobachtungen an Säugethieren, wie alle Nervenfasern, als feinste kern- und zellenlose Fäserchen (Axencylinder) aus dem *Bulbus* hervor und erhalten erst im Mesoderma kernhaltige Scheiden, die stets ganz kleine Bündelchen derselben umhüllen.

Opticus.

Die Opticusfasern wachsen als feinste kernlose Fäserchen aus dem Gehirn hervor, erhalten jedoch schon im Bereiche des *Nervus opticus* eine Stützsubstanz, die zum Theil von den Elementen des primitiven Augenblasenstieles, zum Theil vom Mesoderma abstammt (S. unten).

Trigeminus.

Den *Trigeminus* sah ich am frühesten bei Kaninchenembryonen von 9 Tagen (Fig. 380). Das Hinterhirn stellte in der Gegend dieses Nerven ein 0,21 mm hohes und 0,20 mm breites Rohr dar, mit weitem Lumen und seitlich 57 μ dicken Wandungen, welche in der dorsalen Mittellinie nur in einer ganz schmalen Zone auf 11—22 μ verdünnt waren, aber dicht daneben 26—30 μ massen. Der *Trigeminus* bestand aus einem neben den oberen Seitentheilen des Hinterhirnes gelegenen birnförmigen

Ganglion Gasseri und einem sich zuspitzenden Zellenstrange, der mit der Dorsalfläche des Hirns unweit der Mittellinie sich verband, so jedoch, dass diese Stränge oder die Wurzeln beider Seiten nicht miteinander vereint waren. Das Ganglion grenzte einerseits an das Mark, anderseits an das Ectoderma, lag somit ganz oberflächlich am Kopfe, wie dies auch schon andere Beobachter seit Remak wahrgenommen haben. Seine grösste Breite betrug 45—49 μ, dagegen liess sich die Länge nicht genau bestimmen, weil keine scharfe Abgrenzung gegen die Wurzel da war und gebe ich daher zweckmässiger an, dass das untere Ende des Ganglion 79 μ über der ventralen Markfläche stand und somit etwas über die Mitte des Markes hinausging. Das Ganglion bestand aus dichtstehenden Zellen mit rundlichen Kernen, während in den Wurzeln die Kerne mehr länglich rund waren, und unterschied sich, ohne ganz scharfe Grenzen zu besitzen, durch seine grössere Undurchsichtigkeit von dem Gewebe der unter ihm gelegenen Kopfplatten, in denen ausser den hinteren Theilen eines Aortenbogens, dicht unter dem Ganglion und mehr am Marke ein kleineres Gefässlumen (Vene?) sichtbar war, das, wie benachbarte Schnitte lehrten, vor und hinter? dem Ganglion neben dem Hinterhirne dorsalwärts in die Höhe stieg und dann dem Blicke sich entzog.

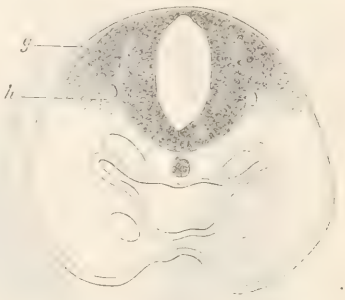


Fig. 380.

Am 10. Tage sind beim Kaninchen die Verhältnisse des *Trigeminus* schon wesentlich andere, indem nun, wie dies bereits Balfour von Elasmobranchiern und A. Marshall vom Hühnchen geschildert haben, das *Ganglion Gasseri* neben dem unteren Seitentheile des Hinterhirns seine Lage hat und die Wurzeln an den Seitenflächen des Markes entspringen, was einfach damit im Zusammenhange steht, dass zwischen dem 9. und 10. Tage der mittlere Theil der Decke des Hinterhirns ungemein sich verbreitert und dann wie eine Kuppel die übrigen Theile überragt (Fig. 381). Dadurch ist die Ausgangsstelle der Wurzel scheinbar ventralwärts gerückt, während sie doch wahrscheinlich noch an derselben

Fig. 380. Querschnitt durch den vordersten Theil des Hinterhirns und des Kopfes von einem 9 Tage alten Kaninchenembryo. Vergr. 84 mal. *h* Hinterhirn; *g* Anlage des *Ganglion Gasseri*. Ausserdem sind dargestellt: Pharynx, Chorda, vordere und hintere Theile eines Aortenbogens jederseits und eine Vene (?) neben dem Gehirn.

Stelle liegt wie früher. Dagegen haben die Wurzeln und die Ganglien des *Trigeminus* ihre Lage in sofern wirklich geändert, als beide Theile gewachsen sind und sich nun auch ziemlich deutlich als solche unterscheiden. Bei diesem Wachsthume hat sich auch der Nerv in die Kopfplatten hineingeschoben, so dass derselbe nun in schiefer Richtung vom Marke absteht und der Gasser'sche Knoten an seiner medialen Seite durch eine mächtige Lage Mesoderma von den ventralen Theilen des Hinterhirns geschieden ist, aber auch lateralwärts nicht mehr an das Ectoderma angrenzt, obschon er demselben noch sehr nahe liegt. Die Grössenverhältnisse aus dieser Zeit sind folgende:

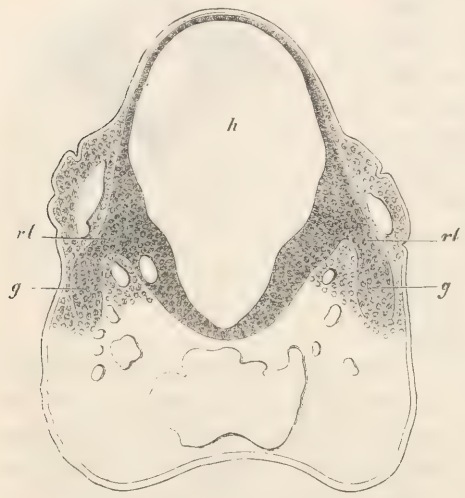


Fig. 381.

Höhe des Hinterhirns 0,66 mm; grösste Breite desselben an der Ursprungsstelle des *Trigeminus* 0,41 mm; Entfernung der vorderen Ränder der Wurzeln von der ventralen Fläche des Hirns 0,16 mm; Entfernung des dorsalen Randes der Wurzeln von der Dorsalfläche des Hirns 0,28 mm; Länge des *Ganglion Gasseri* 0,16—0,18 mm; Breite desselben 0,07 mm; Länge der Wurzeln und Dicke derselben 36—54 μ.

Acusticus. Von den übrigen Kopfnerven habe ich in zweiter Linie einen beobachtet, der unmittelbar vor der noch offenen Gehörblase und hinter dem *Trigeminus* aus dem Hinterhirne entspringt, und da er eine ganglióse Anschwellung besitzt, wie der *Quintus*, sicher der *Acusticus* ist, vielleicht aber auch den *Facialis* in sich schliesst. Diese Nervenanlage wurde am 9. Tage beim Kaninchen gesehen und verhielt sich fast genau so wie die Trigeminusanlage', nur dass sie kleiner war. Das *Ganglion acusticum* reichte nicht ganz bis zur Hälfte des Hinterhirns, war birnförmig

Fig. 381. Querschnitt durch den vordersten Theil des Hinterhirns und den Kopf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 66. Der vordere Theil des Schnittes ist verletzt und konnten namentlich der Pharynx und die Chorda nicht dargestellt werden. *h* Höhe des Hinterhirns; *g Ganglion Gasseri; rt* Wurzel des *Trigeminus*.

von Gestalt und mass 0.076 mm in der Länge und 0.049 mm in der grössten Breite, während das Hinterhirn hier 0.16 mm hoch und 0.15 mm breit war. An der medialen Seite grenzte dieses Ganglion unmittelbar an das Hinterhirn und lateralwärts war dasselbe nur durch eine ganz zarte Schicht Mesoderma von der hier schon beginnenden Verdickung des Ectoderma geschieden, die mit der Bildung der primitiven Gehörblase in Verbindung steht.

Glossopharyngeus, Vagus.

Ausserdem habe ich nun noch hinter der Gehörblase eine Nervenanlage bei Kaninchen von 9 und 10 Tagen gesehen, die wie die eines Spinalnerven, d. h. ohne anfangs bemerkbare Anschwellung auftritt, und dem 9. und 10. Paare zusammen oder einem von beiden entspricht.

Oculomotorius. Trochlearis.

Von den rein motorischen Kopfnerven habe ich beim Kaninchen bis jetzt nur den *Oculomotorius* und den *Trochlearis* verfolgt. Dieselben treten bedeutend später auf als die gangliösen Nerven und war es mir bis anhin nicht möglich, vor dem 12. Tage etwas von denselben zu sehen. Bei einem Embryo von genau 12 Tagen und 6 mm Länge mass der Stamm des *Oculomotorius* neben dem Zwischenhirn 34 μ und bestand im Innern ganz und gar aus feinsten Fäserchen oder Axencylindern, wie sie überall beim ersten Auftreten der Nervenfasern sich finden, ohne Beimengung von Zellen und ausserdem aus einer dünnen Hülle in Form einer einfachen Lage von Mesodermazellen. Bei einem etwas älteren Embryo von 12 Tagen und 5 Stunden und 7 mm Länge gelang es mir den *Oculomotorius* bis zu seinem Ursprunge zu verfolgen und zeigte es sich, dass derselbe genau an der Grenze zwischen dem 0.57 mm breiten Mittelhirn und dem Zwischenhirn das centrale Nervensystem verlässt, jedoch nicht an der ventralen Seite, sondern ungefähr in halber Höhe der Seitentheile, denn die Ursprungsstelle kam erst in Horizontalschnitten zum Vorschein, in denen Mittelhirn, Zwischenhirn und Hemisphärenblasen einen einzigen Hohlraum begrenzten, wie in den Figg. 3 und 5 von Mihalkovics, in denen der *Oculomotorius* in die Furche hinter die Buchstaben *rth* in Fig. 5 zu verlegen wäre. Auch hier war der Nerv noch genau ebenso beschaffen, wie oben geschildert, ohne Spur einer gangliösen oder zelligen Anschwellung und kamen seine Fäserchen unmittelbar aus dem centralen Nervensysteme heraus. Im weitern Verlaufe rückt nun der *Oculomotorius* ähnlich wie die gangliösen Kopfnerven und die sensiblen Spinalwurzeln nach der Ventralseite zu und fand ich denselben bei einem Kaninchenembryo von 14 Tagen und 15 mm Länge bereits an die ventrale Seite des Mittelhirns gerückt, so dass die Ursprünge der 68 μ dicken Nerven hinter der Kante des mittleren Schädelbalkens lagen und 0.85 mm von einander abstanden. Auch jetzt noch bestand der Nerv im Innern einzig und

allein aus feinsten Axencylindern ohne Beimengung von Zellen. Ausser diesem rein motorischen Nerven habe ich nur noch den *Trochlearis* bei einem Kaninchen von 14 Tagen verfolgt und dessen Ursprung hinter dem Mittelhirn an der Dorsalseite ebenso gefunden wie später. Dem Baue nach stimmte dieser Nerv ganz und gar mit dem *Oculomotorius* überein.

Was nun die erste Entstehung der motorischen Hirnnerven betrifft, so bin ich darüber nicht im Zweifel, dass dieselben früher entstehen, als ich sie zuerst wahrgenommen. Wenn man jedoch weiss, wie schwer am 12. Tage ein solcher Nerv zu finden ist und wie klein und unscheinbar derselbe erscheint, so wird man sich nicht darüber wundern, dass es mir bis anhin nicht gelungen ist, dieselben am 9., 10. und 11. Tage zu finden. Wahrscheinlich treten dieselben am 10. oder 11. Tage auf, aber so klein und unbestimmt, dass es die Frage ist, ob man dieselben überhaupt finden wird.

In Betreff der späteren Zustände der Kopfnerven von Säugern fehlen, ebenso wie bei den Spinalnerven, zusammenhängende Untersuchungen, abgesehen von einigen histologischen Erfahrungen über die Elemente der anfänglich relativ ungemein grossen Ganglien, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

Peripherische Ganglien. Sympathicus.

Wenn wie im vorigen nachgewiesen wurde, die Ganglien der Spinal- und Kopfnerven aus dem centralen Nervensysteme hervorwuchern und somit ebensogut wie die Netzhaut und der *Bulbus olfactorius* unmittelbare Abkömmlinge des Medullarrohres sind, so liegt es nahe anzunehmen, dass überhaupt alle Ganglien diesen Ursprung nehmen und dass kein Theil des Nervensystems aus dem mittleren Keimblatte entspringt mit Ausnahme der indifferenten Scheiden und Umhüllungen der Elemente desselben, und hat auch Balfour in diesem Sinne sich geäussert, ohne jedoch bestimmte Thatsachen vorzubringen (l. c. pag. 439). Ueberhaupt liegt mit Bezug auf diese Frage bis jetzt nur Eine Angabe vor, und zwar von His, welcher behauptet, dass die Zellen, aus welchen die Ganglien des *Sympathicus* (des Grenzstranges) entstehen, aus den Urwirbelkernen abstammen. Ich vermisse jedoch alle genaueren Beweise für diese Annahme und wird dieselbe wohl, angesichts der neu aufgetauchten Gesichtspuncte, einer erneuten Prüfung zu unterziehen sein.

Für die Annahme, dass alle peripherischen Ganglien von den Stammganglien der Kopf- und Rückenmarksnerven abstammen, die ich, wie die Sachen jetzt liegen, entschieden als Ausgangspunct der weiteren Betrachtungen nehme, weiss ich bis jetzt nur Eine Beobachtung anzuführen, und zwar die von Remak über das *Ganglion ciliare* des Hühnchens

(S. 37 Taf. IV Figg. 37, 38). Am Ende des 3. Tages sieht man aus dem mächtigen *Ganglion Gasseri* einen Stamm hervorkommen, der nach kurzem Verlaufe in zwei Aeste sich theilt, von denen der eine zum Unterkiefer, der andere zum Auge verläuft, wo er in das dem Augapfel dicht anliegende *Ganglion ciliare* anschwillt, das dem *Ganglion Gasseri* an Umfang wenig nachsteht. Es wird nicht zu gewagt sein, diese leider sehr aphoristische Mittheilung so zu deuten, dass das *Ganglion ciliare* aus dem *Ganglion Gasseri* ebenso hervorgewuchert sei, wie die zwei Aeste des *Trigeminus*, und wenn dem so ist, so liegt in dieser nicht beachteten Angabe Remak's der Keim zu einer richtigeren Auffassung der Entwicklung aller Ganglien. Nehmen wir an, dass die Ganglien der Spinalnerven neben einfachen faserigen Ausläufern auch zellenhaltige Knospen treiben, so können diese leicht, durch weiteres Wachsthum von den Spinalganglien sich entfernend, zu den Ganglien des Grenzstranges sich gestalten und von diesen lassen sich dann in derselben Weise beliebig viele peripherische Ganglien mit ihren Verbindungssträngen ableiten. In so weit ergeben sich in dieser Angelegenheit keine Schwierigkeiten, dagegen wird es wohl nicht leicht sein, ein passendes Object zu finden, an welchem die gemachte Hypothese thatsächlich sich erhärten lassen wird, und kann ich für einmal zu Gunsten derselben nur wenige Beobachtungen anführen. Als solche nenne ich folgende:

1) Bei einem Kaninchen von 16 Tagen und 18 mm Länge fand sich das colossale *Ganglion sphenopalatinum* ohne *Nervi pterygopalatini* mit dem *Maxillaris superior* und dem *Ganglion Gasseri* in unmittelbarer Verbindung, so dass der Annahme nichts im Wege stand, das betreffende *Ganglion* sei durch eine Wucherung des Gasser'schen Knotens entstanden. Das *Ganglion sphenopalatinum* mass 1,4 mm in der Länge, 0,22—0,25 mm in der Breite und entsandte aus seinem vorderen Ende den *Nervus palatinus* zum Gaumen. Der Gasser'sche Knoten betrug 1,0 mm in der Breite und in der Längsrichtung nicht viel weniger.

2) Bei Kaninchen des 16. Tages zeigt auch das viel kleinere (von 0,20 mm) *Ganglion oticum* dieselben Verhältnisse zum *Ganglion Gasseri* und liegt demselben und dem *Maxillaris inferior* ebenfalls dicht an.

3) Der Grenzstrang des *Sympathicus* von Kaninchen dieses Alters besteht auch am Halse aus einem zusammenhängenden gangliösen Strange und ist von verbindenden Nerven und einzelnen Ganglien nichts zu sehen, eine Beobachtung, die ich übrigens bereits vor Jahren auch beim Menschen gemacht (S. unten).

Bis jetzt hat mir die Zeit gefehlt, um dieser wichtigen Angelegenheit die Aufmerksamkeit zuzuwenden, die sie verdient, doch bin ich durch eine Reihe resultatloser Untersuchungen über das *Ganglion ciliare*

und die Beziehungen des Grenzstranges des *Sympathicus* zu den Spinalganglien nicht abgeschreckt und empfehle ich besonders das *Mesenterium* von Säugern und den Remak'schen Darmnerven des Hühnchens, dann den *Plexus myentericus* und *Meissneri* der Darmwand und den gangliösen *Plexus* der Blase des Frosches, die vielleicht noch am ehesten Ergebnisse liefern werden.

Entwicklung des Sympathicus in späteren Zeiten.

Die spätere Entwicklung des *Sympathicus* ist bis jetzt fast nur von Remak ins Auge gefasst worden, es gestatten jedoch die Beobachtungen dieses Autors beim Hühnchen keine vollständige Uebertragung auf den Menschen. Beim Hühnchen tritt der *Sympathicus* in vier Abtheilungen auf, die Remak als Grenznerven, Mittelnerven, Darmnerven und Geschlechtsnerven bezeichnet. Zuerst bildet sich der Grenzstrang, und zwar aus bogenförmigen Verbindungen der Stämme der Wirbelnerven, von denen jeder an seiner Abgangsstelle eine gangliöse Anschwellung darbietet. Eine besondere Anlage dieser Bogen fand Remak nicht, auch gelang es ihm nicht, zu entscheiden, ob dieselben aus den Urwirbeln oder den Seitenplatten sich bilden, doch hält er das Letztere für das Wahrscheinlichere. Etwas später am siebenten Tage erscheint der von Remak entdeckte grosse einfache Darmnerv, der am Mesenterialrande des Darmes von der Kloake bis zum Duodenum geht, wo er spitz endet, und später eine Menge Ganglien und Darmäste zeigt. Der Dickdarmtheil dieser Nerven ist am stärksten und hier finden sich auch Verbindungsfäden zu den *Plexus* an der Aorta (Remak Nr. 200 §§ 2 u. 4), so dass somit dieser Nerv nicht ohne alle Verbindungen mit dem übrigen *Sympathicus* dasteht, wie es nach Remak's Angaben in Nr. 9 § 137 scheinen könnte. In der dritten Brütwoche entstehen drittens die Mittelnerven, durch welche der Darmnerv mit dem *Plexus coeliacus* verbunden wird und viertens unterscheidet Remak noch die Geschlechtsnerven. Dieselben entstehen am achten Tage aus einer paarigen Anlage am innern Rande der Urnieren und hinter den Geschlechtsdrüsen. Dieselbe besteht aus gangliösen Strängen, die durch Queranastomosen verbunden sind und Fäden an die Keimwerkzeuge abgeben. Die oberen Enden dieser Stränge sind nach Remak die Anlagen der Nebennieren, die einen gangliösen Centraltheil besitzen sollen, der nachträglich aus denselben hervorwachse und mit dem entsprechenden Theile der anderen Seite und dem unteren Ende der gangliösen Stränge zum *Plexus coeliacus* sich umbilde.

Die bedeutende Tragweite dieser Mittheilungen springt ohne Weiteres in die Augen und wäre es sehr zu wünschen, dass wir ähnliche Erfahrungen über den Menschen und die Säugethiere besässen. Alles, was ich von diesen mittheilen kann ist Folgendes. Den Grenzstrang des

Sympathicus in der Brust sah Valentin, dem wir die ersten genaueren Mittheilungen verdanken (Entw. St. 471), bei einem 8‴ langen Schweineembryo, und Kiesselbach (*Hist. format. et evol. Nerv. Symp.* Monachi 1836. 4. c. Fig. Diss.) bei einem 8½‴ langen Kalbsembryo und einem 9‴ langen des Menschen, und beschreiben beide Autoren denselben als einen knotigen Strang ohne Verbindungsfäden. Bischoff sah bei einem 8‴ langen menschlichen Embryo durchaus nichts vom *Sympathicus*, erkannte dagegen bei einer 13‴ langen Frucht nicht nur den Brusttheil, sondern auch das *Ganglion cervicale supremum*. Ich selbst sah den Brusttheil bestimmt bei 8—9‴ langen Embryonen des Menschen, doch wird derselbe erst am Ende des zweiten und im dritten Monate deutlicher. Die Ganglien desselben liegen von Anfang an dicht an den knorpeligen Wirbelkörpern (Man vergl. die hübsche Figur von Hensen v. Schafe l. i. c. Fig. 55). Anfänglich ohne Zwischenstränge eines dicht am andern gelegen entwickeln sich nachher solche Fäden zwischen ihnen, doch geht es hiermit sehr langsam vorwärts, wie nebenstehende Figur zeigt, die den Grenzstrang eines Embryo aus dem vierten Monate darstellt, in welchem die Brustganglien noch gar nicht geschieden sind und die Lendenganglien eben anfangen sich zu trennen, während auffallender Weise die Sacral- und Halsknoten schon Verbindungsstränge besitzen.

Fig. 382.

Ueber die Entwicklung der peripherischen Geflechte des *Sympathicus* des Menschen und der Säugethiere wissen wir fast nichts. Kiesselbach sah das *Ganglion coeliacum* erst im siebenten Monate, wogegen Lobstein (*de nervi sympath. hum. fabrica* § 58) dasselbe schon bei einem vierzehn Wochen alten Embryo wahrnahm. Letztere Beobachtung ist vollkommen richtig und habe ich wenigstens den *Plexus coeliacus* schon bei Embryonen des dritten Monates von der neunten Woche an gefunden, zu welcher Zeit auch die *Splanchnici majores* schon deutlich sind. Auffallend war mir, dass bei solchen Embryonen aus dem dritten Monate der ganze Raum zwischen den Nebennieren, Nieren und Geschlechtsdrüsen von einem Nervengeflechte mit zahlreichen grösseren Ganglien eingenommen war, das ziemlich deutlich zwei Hälften erkennen liess, und erinnerte mich dasselbe lebhaft an die von Remak beschriebenen Geschlechtsnerven des Hühnchens. Ja es ergaben sich selbst einige Thatsachen, die für eine Beziehung dieser

Fig. 382. Grenzstrang des *Sympathicus* eines viermonatlichen Embryo von 4″ 4½‴ Länge in natürlicher Grösse. 1. 2. 3. *Ganglia cervicalia*; 4. letztes *Ganglion thoracicum*; *c Ganglia lumbalia*; 5. *Ganglia sacralia*; *c Ganglion coccygeum*; *sp Splanchnicus major*.

Geflechte zu den Nebennieren sprechen. So sah ich bei einem dreimonatlichen Embryo die Nebennieren vor der Aorta durch eine Quermasse verbunden, in welche der *Splanchnicus* sich verlor und die offenbar zu dem erwähnten Nervengeflechte gehörte (Erste Aufl.), und kann bei dieser Gelegenheit daran erinnert werden, dass schon Valentin und Meckel die Nebennieren ursprünglich als zusammenhängend beschreiben. Untersuchungen an Kalbsembryonen ferner haben ergeben, dass auf jeden Fall dasselbe Blastem, das den erwähnten Nervenplexus liefert, mit seinem oberen Theile die Nebennieren erzeugt, die keinerlei genetischen Zusammenhang weder mit den Wolff'schen Körpern, noch mit den bleibenden Nieren haben, doch ist es bisher noch nicht gelungen, nachzuweisen, ob dieselben wirklich in einem innigeren Verbande zu den sympathischen Plexus vor der Aorta stehen oder nicht. Remak's und meine Erfahrungen und Vermuthungen über Beziehungen der Nebennieren und des Sympathicus bei Embryonen der höheren Wirbelthiere finden eine Stütze in v. Leydig's Untersuchungen bei ausgebildeten Plagiostomen aus den Jahren 1852 und 53 (S. m. Mikr. Anat. II 2.) und in neuester Zeit will Balfour (l. i. c.) auch bei Embryonen von Plagiostomen solche Verhältnisse beobachtet haben.

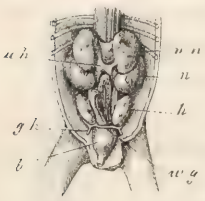


Fig. 383.

Anmerkung. Die Hypothese von Hensen über die gleichzeitige Entstehung der Nervenelemente mit Anfang und Ende scheint vor Allem durch gewisse Verhältnisse der einfachsten Thiere unterstützt zu werden, und haben sich sehr gewichtige Stimmen aus diesem Gebiete, wie Gegenbaur (Grundriss der vergl. Anat. 3. Aufl. S. 31 und 41) und Häckel (Anthropogenie S. 660) zu Gunsten derselben ausgesprochen, ohne jedoch zu verkennen, dass bei den höheren Geschöpfen die beweisenden Thatsachen vorläufig fehlen. Die angedeuteten vergleichend-anatomischen Thatsachen sind folgende:

1) Bei *Hydra* sind die von mir entdeckten Muskelfasern in eigenthümlichen Beziehungen zu den Ectodermazellen. Nachdem ich in den *Icones histiologicae* (Heft II. 1865 S. 106) angegeben hatte, »dass ich ausserdem gefunden zu haben glaube, ohne jedoch für einmal in dieser Beziehung mit voller Bestimmtheit mich aussprechen zu können, dass jede Muskelfaser von Hydra einzeln für sich im Innern eines schmalen Basalfortsatzes der Zellen des Ectoderma sich entwickelt«, ist diese Angabe in der aus-

Fig. 383. Harn- und Geschlechtsorgane eines männlichen Embryo von drei Monaten in natürlicher Grösse. *n n* Nebennieren; *u h Cava inferior*; *n* Niere; *h* Hoden; *g h Gubernaculum Hunteri*; *b* Harnblase. Ausserdem sind der Mastdarm, die Ureteren und Samenleiter (*w g*) zu sehen. Hinter dem Mastdarm und zwischen den Nieren und Hoden ist eine längliche Masse, durch welche die *Art. mesenterica inferior* hervorkommt, die vielleicht zum *Sympathicus* gehört.

gezeichneten Monographie von Kleinenberg über Hydra 1872 dadurch ganz unzweifelhaft erhärtet worden, dass es diesem Forscher gelang, die betreffenden Elemente zu isoliren. Kleinenberg nennt dieselben Neuromuskelzellen und deutet sie im Sinne der Hensen'schen Theorie als den einfachsten Nervmüskelapparat.

2) Bei *Hydractinia*, beschreibt E. van Beneden (*De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire* in *Bulletin de l'Acad. de Belgique. 2. Série.* Tom. 37 No. 5) eine Einrichtung des motorischen Apparates, die wie eine weitere Entwicklung der Neuromuskelzellen von *Hydra* sich ausnimmt. Die kernhaltigen Muskelfasern stehen durch einen protoplasmatischen Faden mit den Ectodermzellen in Verbindung, welche somit physiologisch als Sinnes- und Ganglienzellen zu wirken scheinen.

3) Bei den Rippenquallen werden durch Eimer (Ueber *Beroe ovatus* 1873. S. 78) und bei den Medusen durch Eimer (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. S. 394) und die Gebrüder Hertwig (Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. 1878) Verhältnisse geschildert, die wiederum als weitere Ausbildungen des Nervenmuskelapparates von *Hydractinia* angesehen werden können. Soweit die bisherigen Erfahrungen bestimmte Schlüsse zulassen, scheinen bei diesen Thieren aus dem Ectoderm Muskelzellen, besondere Sinneszellen und zwischen beiden gelegene Ganglienzellen mit Nervenfasern sich zu entwickeln, welche alle mit einander in Verbindung stehen.

So weit die bisherigen Erfahrungen. Erwägt man dieselben genauer, so ist nicht zu läugnen, dass dieselben ein wichtiges Argument zu Gunsten der Theorie von Hensen abzugeben scheinen. Auf der anderen Seite ist aber doch auch kein zwingender Grund für die Annahme vorhanden, dass die histologischen Vorgänge bei der Entwicklung der höheren Thiere ebenso ablaufen, wie bei der ersten Differenzirung der Gewebe bei den einfachsten Thierformen. Dazu kommt nun ferner, dass auch die angeführten Verhältnisse der Hydroidpolypen verschiedener Deutung fähig sind, wie am besten daraus hervorgeht, dass R. und O. Hertwig selbst die Neuromuskelzellentheorie von Kleinenberg sich nicht aneignen, vielmehr der Meinung sind, dass bei der Entwicklung des Nervensystems und seiner Endorgane »ursprünglich getrennte Zellen erst nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingehen« (S. 170), ein Ausspruch, welcher der Hensen'schen Theorie direct entgegentritt und zu der Auffassung führt, die ich in diesem § zu vertreten versucht habe.

Bei der grossen Bedeutung der Frage stelle ich noch folgende Betrachtungen der Erwägung anheim.

1) Wenn die Hensen'sche Hypothese richtig wäre, so müssten nicht nur die Zellen der embryonalen Medullarplatte mit allen Anlagen von Muskelzellen und von Nervenendzellen (Riechzellen, Hörzellen, Geschmackszellen) von Anfang an in Verbindung stehen, sondern es müssten auch alle Nervenzellen der Medullarplatte und der Ganglien untereinander zusammenhängen. Wie kommt es nun, frage ich, dass man von diesen Verbindungen nichts sieht, dass noch Niemand zu zeigen gelang, dass die Zellen der Medullarplatte mit den Zellen der Urwirbel oder der Muskelplatten oder mit denen der Seitenplatten, oder des Ectoderms verknüpft sind, und dass ebenso wenig Verbindungen der Medullarplattenzellen untereinander in der Längsrichtung sich wahrnehmen lassen? Und doch sind wir jetzt im Besitze feinster Schnitte wohl erhärteter Embryonen, erken-

nen mit Leichtigkeit die feinen Anastomosen aller bindegewebigen Mesodermazellen unter einander und die feinsten Fäserchen eben entstehender Nerven oder weisser centraler Nervensubstanz. Ich folgere aus diesen Umständen, dass die vermeintlichen Verbindungen nicht existiren und behaupte, dass man sie sehen müsste, wenn sie da wären.

2) Eine fernere Consequenz der Hensen'schen Theorie wäre, dass nicht nur die Medullarplatten-, Muskel- und Ectodermsinneszellen alle zusammenhängen, sondern auch die sie liefernden Furchungskugeln, sei es dass dieselben von einer besonderen, im ersten Stadium der Furchung schon auftretenden ectodermatischen Furchungskugel ausgehen oder erst in späteren Stadien der Furchung entstehen. Auch hier frage ich, wo sind die Thatsachen, die so etwas beweisen oder auch nur andeuten.

3) Wenn die Hypothese, die wir discutiren, davon ausgeht, dass die Nervenenden ohne Ausnahme mit Endzellen verschmolzen sind, so bemerke ich, dass weder bei den quergestreiften, noch bei den glatten Muskelfasern nachgewiesen ist, dass die Nervenenden mit der Muskelsubstanz verschmelzen, ferner dass an vielen Nervenenden keine Endzellen vorkommen, wie in den elektrischen Organen, der Hornhaut, vielen Schleimhäuten, endlich dass auch sich entwickelnde Nerven (Schwänze der Froschlarven) der Endzellen entbehren. Demzufolge könnte die Hypothese auf keinen Fall eine allgemeine Gültigkeit beanspruchen.

4) Man hat geglaubt den Satz aufstellen zu dürfen, es sei physiologisch nicht gedenkbar, dass nervöse Elemente und contractile Theile oder solche, und Sinnesendzellen für sich allein und ohne ursprüngliche Verbindung mit einander auftreten. Es lehren jedoch die Muskelfibrillen von Stentor, der Muskelfaden im Vorticellenstiel, die Wimperhaare u. s. w. zur Genüge, dass dieser Satz keine allgemeine Gültigkeit hat, und sehe ich auf der anderen Seite auch nicht ein, warum nicht auch die einfachsten Thätigkeiten des Nervensystems, nennen wir sie Empfindung, zuerst an Elementen auftreten sollten, die aller äusseren Apparate entbehren.

5) Von grosser Wichtigkeit endlich scheinen mir die Vorgänge, die bei der ersten Entstehung der weissen Nervensubstanz und dem Wachsthume derselben in den Centralorganen und bei den peripherischen Nerven auftreten. Wie an den Extremitäten und vor Allem am Trigeminus leicht zu sehen ist, werden erst die Nervenstämme, dann die Aeste und zuletzt die feineren Verzweigungen sichtbar und findet auch die genaueste Untersuchung nichts anderes, als dass die feinsten Fäserchen, aus denen die Nervenanlagen bestehen, frei in indifferenten Zellengeweben sich verlieren. Wäre an den Nerven Ende und Ursprung von Anfang an angelegt, so wäre unbegreiflich, warum nicht gleich von Anfang an eine Verästelung sichtbar wird. Und zum Beweise, dass meine Darstellung richtig ist, erwähne ich, dass auch Marshall, der ohne auf irgend welche Wachsthumshypothesen Rücksicht zu nehmen, die Entwicklung der Kopfnerven des Hühnchens schildert, den *Trigeminus*, *Facialis* und *Glossopharyngeus* mit freien Enden und schwacher Verästelung zeichnet, obschon die Organe, in die dieselben sich hineinbilden, schon viel weiter entwickelt sind.

Aehnliches wie an den peripheren Nerven zeigt auch das Centralorgan. Ich erinnere an das langsame Hineinwachsen des Hirnstieles in den Streifenhügel und die Hemisphärenwand. Aber noch viel auffallender ist, was bei der Bildung des *Nervus opticus* statthat, wo der primitive Augenblasenstiel, der

keine Spur von Nervenfasern zeigt, erst in zweiter Linie Bündel von Nervenfasern aufnimmt, die vom Gehirn aus in ihn hineinwachsen und in die Retina ausstrahlen (Siehe unten beim Auge). Anzunehmen, dass hier von Hause aus Nervenfasern zwischen der Retina und dem Zwischenhirne ausgespannt seien, ist geradezu unmöglich.

Entwicklung der peripheren Nervenelemente.

Ueber die Entwicklung der Elemente des peripherischen Nervensystemes berichte ich in Kürze folgendes. Die Stämme der sensiblen und motorischen Nerven treten ohne Ausnahme in erster Linie als Bündel feinster paralleler Fäserchen auf, zwischen denen keine Kerne und keine Zellen sich befinden. Von dieser fundamentalen Thatsache ist es leicht bei Kaninchenembryonen am *Trigeminus* und *Oculomotorius*, sowie an den Nerven der hervorsprossenden Extremitäten sich zu überzeugen und beweist dieselbe wohl überzeugend, dass die Nervenfasern nicht in loco aus peripheren Zellen sich bilden, sondern aus den Centralorganen (Gehirn, Mark, Ganglien) hervorsprossen. Im zweiter Linie ordnen sich die die Nerven umgebenden Mesodermaelemente zu einer zelligen Scheide, und in dritter Linie wuchern diese Zellen, anfangs spärlich und dann immer reichlicher in das Innere der Nervenstämme herein. Diesem zufolge sind die Schwann'schen Scheiden mit ihren Kernen secundäre, der Nervenfaser, d. h. dem zuerst allein vorhandenen Axencylinder ursprünglich fremde Bildungen, die ich als Endothelscheiden auffasse, mit welcher Deutung der Wichtigkeit dieser Elemente für die Bildung des Nervenmarkes und die Ernährung der Axencylinder natürlich kein Eintrag geschieht. Bei den Nervenendigungen von Embryonen, wie z. B. der Froschlarven, deute ich die von mir vor Jahren beschriebenen kernhaltigen verästelten Fäden, in denen dunkelrandige Fasern zu einer oder mehreren sich bilden (s. meine Abh. in An. d. sc. nat. 1846) als Nervenscheiden mit eingeschlossenen Axencylindern und im Gehirn und Rückenmark, deren Elementen Schwann'sche Scheiden fehlen, sind die Zellen der Stützsubstanz die Vertreter derselben in anatomischer und in physiologischer Beziehung.

Ich füge hier noch Einiges aus der zweiten Abhandlung von A. Milnes Marshall über die Entstehung der Kopfnerven des Hühnchens, die im Texte nicht mehr benutzt werden konnte, bei. In erster Linie lässt Marshall jetzt die Anlagen der Kopfnerven viel früher auftreten, als in seiner ersten Arbeit, und zwar noch vor dem gänzlichen Verschlussse des Medullarrohres um die 22. Stunde. Die Nervenanlagen gehen von den Seiten der Umbiegungsfalte zwischen Medullarplatte und Ectoderm aus und stellen jederseits der Hirnnaht eine zusammenhängende Nervenleiste dar, welche am Mittelhirn zuerst auftritt und noch etwas auf das Hinterhirn übergeht. In weiterer Entwicklung erstreckt sich die Nervenleiste, die beim gänzlichen Schlusse des Medullarrohres mit diesem in Verbindung bleibt und vom Ectoderm sich löst, bis vor die Gegend der Augenblasen nach vorn und nach hinten bis zum Ende des Mittelhirns. Am Mittelhirn verschwindet später die Nervenleiste, dagegen glaubt M. Marshall aus der Leiste am Vorderhirn den *Olfactorius* ableiten zu können, eine Angabe, in Betreff welcher ich meine Bedenken nicht unterdrücken kann, wie ich denn überhaupt bemerken will, dass beim Verschlusse des Medullarrohres eigenthümliche Faltenbildungen vorkommen, die man meiner Meinung nach nicht ohne weiteres zu auswachsenden Nerven stempeln darf. Man vergleiche mit den Abbildungen von Marshall die Figuren III. 1, 2, 3, 4 und 5 auf Taf. VIII von His und man wird finden, dass es doch wohl nicht unmöglich

ist, dass die Nervenleiste von Marshall am Vorder- und Mittelhirn und der Zwischenstrang von His in denselben Gegenden variable und zufällige Faltenbildungen sind, denen keine grössere Bedeutung inne wohnt. Ich finde auch beim Kaninchen am Vorderhirn in der Höhe der Augenblasen an der Nahtstelle eigenthümliche Faltenbildungen und scheinbare Auswüchse, wage es aber für einmal nicht, denselben grösseren Werth beizulegen. — Was den *Olfactorius* anlangt, so läugnet jetzt M. Marshall für das Hühnchen ganz bestimmt die Existenz eines aus dem Gehirn sich hervorbildenden hohlen Geruchslappens.

Den Ursprung des *Oculomotorius* verlegt M. Marshall vermuthungsweise an die Decke des Mittelhirns, weil er hier, wie er glaubt, eine wirkliche Nervenleiste sah. Doch fand er diesen Nerven erst in der 60. Stunde an der Basis des Mittelhirns. Bei einem Hühnchen von 96 Stunden soll dieser motorische Nerv sowohl am Ursprunge als an seinem Ende eine gangliöse Anschwellung zeigen, eine Angabe, die ohne nähere Belege wohl wenig Glauben finden wird und der meine Angaben beim Kaninchen direct widersprechen (S. oben). In Betreff der übrigen Nerven ist als wesentlich noch anzuführen, dass das Herabsteigen der gangliösen Gehirnnerven (und der Rückenmarksnerven) von der dorsalen gegen die ventrale Seite zu nicht wie durch Balfour von einer Verbreiterung der Decke des Gehirns abhängig gemacht, sondern so erklärt wird, dass die Nerven ihre erste Verbindung mit der Dorsalseite später aufgeben und weiter unten eine neue Verbindung mit dem Marke eingehen, eine Angabe, die wohl auch noch weiterer Beweise bedarf. Ferner verdient Beachtung, dass am Hinterhirn von M. Marshall eine Zahl Auswüchse an der Ventralseite wahrgenommen wurden, die er als motorische Vaguswurzeln betrachtet, ohne dafür Beweise zu bringen.

Von den Spinalnerven wird erwähnt, dass die sensiblen Wurzelanlagen einer Seite alle durch longitudinale Commissuren zusammenhängen, die aus der Nervenleiste zwischen je zwei Wurzeln hervorgehen sollen.

Literatur des Nervensystems.

Ausser den auf Seite 31 und folgend. und in der historischen Einleitung verzeichneten Arbeiten von Tiedemann (S. 12), Bidder-Kupffer (74), Dursy (94), Ecker (95), Mihalkovics (152—154), W. Müller (160), Rathke (187), Remak (200) vergleiche man:

Balfour, On the Development of the Spinal nerves in Elasmobranch fishes in Phil. Trans. 1876 S. I. Fig. 175, Journal of Anat. and Phys. Vol. XI und The developm. of Elasmobranch Fishes 1878. — Boll, Die Histiologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane 1873, auch Arch. für Psychiatrie Bd. IV. — Bischoff, Th., Die Grosshirnwindungen des Menschen in Abhandlungen der Bayr. Akad. Bd. X. 1868. — Clarke, in Philos. Trans. 1862 S. 911 (Mark). — Dursy, in Med. Centralblatt 1868 No. 8 (Hirnanhang). — Eichhorst, Ueber d. Entw. des menschlichen Rückenmarks in Virch. Arch. Bd. 64. — Flechsig, P., Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, 1876. — Hamy, E. T., Contrib. à l'étude du

développement des lobes cérébraux des Primates in Arch. de Zool. I. 1872 pag. 429. — Hensen, Entw. d. Kaninchens u. Meerschweinchens in Zeitschrift f. Anat. und Entw. Bd. I. 1876. — Jastrowitz, in Arch. f. Psychiatrie Bd. II, III, und ebenda 1877 S. 1 Gehirn junger Embryonen. — Key, A. und Retzius, G., Studien in d. Anat. d. Nervensystems und d. Bindegewebes I. u. II. 1875, 1876. — Kollmann, J., Die Entwicklung der Adergeflechte, 1861. — Krause, W., Ueber d. Ventriculus terminalis d. Rückenmarks in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. — Lieberkühn, Ueber die Zirbeldrüse in Marb. Sitzungsber. 1871 No. 4. — Lubimoff, Embryol. u. hist. Unters. ü. d. Nervensystem in Virch. Arch. Bd. 60. — A. M. Marshall, Developm. of the nerves in bird in Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XI. pag. 191, und Developm. of the cranial nerves in the chick in Quart. Journ. of micr. Science Jan. 1878 pag. 10. — Mihalkovics, Die Entw. d. Gehirnbalkens und des Gewölbes in Med. Centr. 1876 No. 19. — Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Gehirns 1877. — Pansch, Windungen des Hirns in Arch. f. Anthropol. Bd. III. S. 227. — Rauber, Die letzten spinalen Nerven u. Ganglien in Morph. Jahrb. Bd. III. S. 603. — Reichert, Der Bau des menschlichen Gehirns. 1859 u. 1861. — Rüdinger, Unterschiede der Hirnwindungen nach dem Geschlecht beim Fötus und Neugeborenen. 1877. — Schmidt, F., Beitr. z. Entw. des Gehirns in Zeitschr. f. w. Zool. 1862. Bd. XI. — Shaw, J., Die Decke der Hinter- und Nachhirnblase in Schenk's Mitth. Heft II. 1878. S. 137.

III. Entwicklung der Sinnesorgane.

A. Auge.

§ 42.

Erste Entwicklung des Auges, Anlage seiner Haupttheile.

Primitive Augenblasen.

Die Entwicklung der Augen beginnt beim Hühnchen und beim Säugethiere mit dem Auftreten zweier seitlicher Ausstülpungen des primitiven Vorderhirns, den primitiven Augenblasen, von denen in früheren §§ schon mehrfach die Rede war und die daher hier nur kurz berührt werden sollen. In einem frühen Stadium erscheinen dieselben beim Kaninchen so, wie die Fig. 384 sie darstellt, und vom Hühnchen gibt die Fig. 385 eine nur wenig ältere Stufe, wobei jedoch zu bemerken ist, dass zwischen beiden Thier-Abtheilungen der grosse Unterschied besteht, dass bei den Säugern die primitive Augenblase zu einer Zeit sich anlegt, in der das Vorderhirn an der dorsalen Seite noch ganz offen ist (S. St. 247 und Fig. 384, und Bischoff Hundei Fig. 35), während bei den Vögeln in diesem Stadium das Gehirn längst geschlossen

erscheint. Doch kann hervorgehoben werden, dass die Verhältnisse der Vögel von denen der Säugethiere doch nicht so sehr abweichen würden, wenn man, entgegen dem bisherigen Gebrauche, schon die allerersten

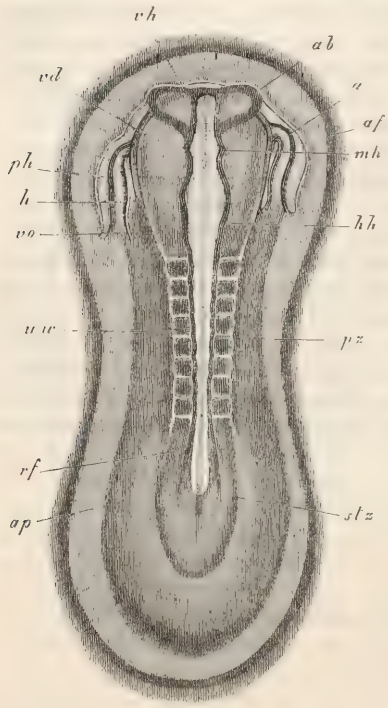


Fig. 384.

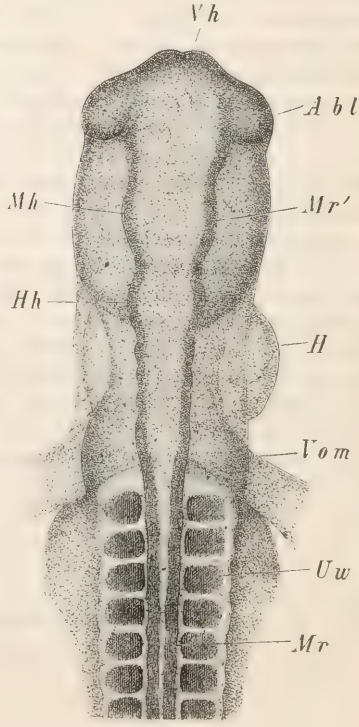


Fig. 385.

Anschwellungen am Vorderhirne, wie sie die Fig. 386 wiedergibt, als Anlagen der Augenblasen ansehen wollte, da um diese Zeit die erste Hirnblase an ihrem vorderen Ende noch offen ist S. auch Remak, Figg. 22, 23, Erdl, Taf. VII, Figg. 1, 2, 4. Ja es könnte selbst in Frage kommen,

Fig. 384. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden. Vergr. 21mal *ap Area pellucida*; *af* vordere Aussenfalte; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *uw* Urwirbel; *hh* Hinterhirn; *mh* Mittelhirn; *vh* Vorderhirn; *ab* Anlage der Augenblasen; *h* Herzkammer; *vo Vena omphalo-mesenterica*; *a* Aortenende des Herzens; *ph* Parietalhöhle oder Halshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte.

Fig. 385. Vorderer Theil des Embryo eines Hühnchens vom Ende des zweiten Tages vom Rücken her. 40mal vergr. *Vh* Vorderhirn; *Mh* Mittelhirn; *Hh* Hinterhirn; *Ab* Augenblasen; *H* Herz; *Uw* Urwirbel; *Mr* Medullarrohr; *Mr'* Wand der 2. Hirnblase.

ob man nicht die seitlichen Ausbuchtungen des ganz offenen Vorderhirns, wie sie meine Figur 43 (bei Remak die Figg. 20 *B* und 17 *C* und bei Erdl die Figg. 5 und 7 auf Taf. VI) darstellt, schon als erste Spuren der Augenblasen bezeichnen darf, in welchem Falle die Verschiedenheit zwischen Vögeln und Säugern nur in der Grösse der ersten Ausbuchtung bestände. Sei dem wie ihm wolle, so ist auf jedem Fall sicher, dass bei Säugern die Augenblasen auf einer Stufe noch offen gefunden werden, wo sie bei Vögeln schon lange geschlossen sind und einfach als Ausstülpungen des Vorderhirns erscheinen.

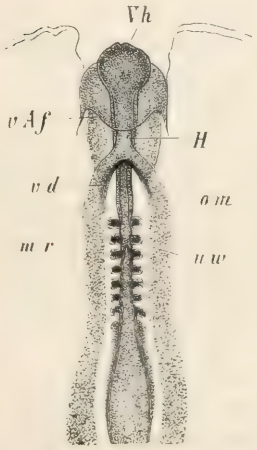


Fig. 386.

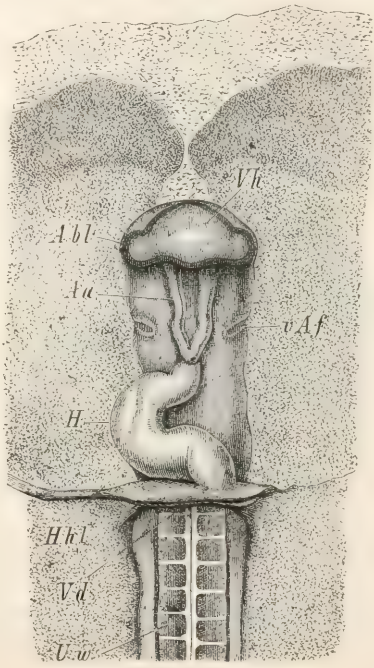


Fig. 387.

Die einmal gebildete primitive Augenblase schnürt sich allmälig vom Vorderhirn ab, so dass sie wie einen Stiel bekommt, der nichts anderes ist, als die Bahn, in welcher später die Fasern des *Nervus opticus* sich entwickeln und zugleich rückt die ganze Augenanlage nach

Augenblasenstiel.

Fig. 386. Vorderer Theil eines Hühnchens von 4,2 mm Länge vom zweiten Brüttage von der Bauchseite. *Vh* Vorderhirn; *uw* Urwirbel; *vd* vordere Darmpforte; *om Venae omphalo-mesentericae* (Anlage); *vAf* vordere Amnionfalte; *H* Herzanlage als gerader Schlauch; *mr* Medullarrohr.

Fig. 387. Vorderer Theil eines Hühnerembryo von 4,55 mm Länge von unten. *H* Herz; *Aa Arcus aortae*; *Hhl* Halshöhle; *Vd* vordere Darmpforte; *Uw* Urwirbel; *Abl* Augenblasen; *Vh* Vorderhirn; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte, welche Falte übrigens bis zur Mittellinie sich erstreckt.

und nach an die untere Seite des Vorderhirns in die Gegend, die später Zwischenhirn heisst. Die erste Spur dieser Veränderungen ist bereits am Embryo der Fig. 385 ersichtlich, bei dem die Augenblasen schon etwas unter der dorsalen Fläche des Vorderhirns stehen und ausgeprägter erkennt man diese Vorgänge, sobald die Kopfkrümmung sich einleitet, wie die Fig. 387 zeigt. Noch stärker abgeschnürt und mit ganz deutlichem Augenblasenstiele zeigt die Figg. 388 die Augenblasen vom Kaninchen im Horizontalschnitte. An Frontalschnitten erkennt man zugleich, dass an der stärker abgeschnürten Augenblase der Stiel an die ventrale Seite derselben gelangt und die Blase selbst vor allem dorsalwärts sich ausbuchtet (S. Kessler, l. i. c. Figg. 2, 65, 82), Verhältnisse, die auch an der secundären Augenblase anfangs deutlich hervortreten, wie die Fig. 391 von einem menschlichen Embryo zeigt.

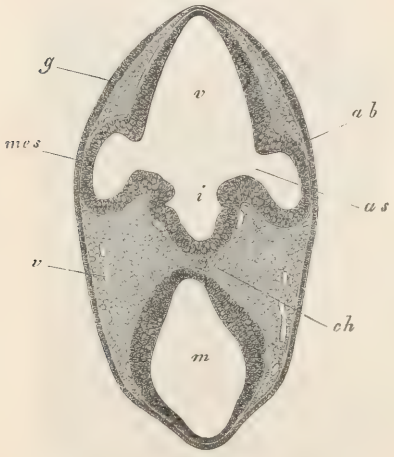


Fig. 388.

Haben die primitiven Augenblasen ihre Lageveränderung durchgemacht, so sieht man sie, wenigstens mit ihren Stielen, an der Basis des Zwischenhirns liegen, die Blasen selbst dagegen so gelagert, dass sie mit der oberen und proximalen Seite dem Vorderhirn zugewendet sind, mit der unteren dagegen, sowie mit der dem Stiele entgegengesetzten (distalen) Polfläche gegen die äusseren Bedeckungen gerichtet sind. Die äussere Bedeckung der Augenblase soll nach Remak beim Hühnchen nur von dem Hornblatte (Ectoderma) gebildet werden in ähnlicher Weise wie auch das Medullarrohr ursprünglich unmittelbar nach seiner Schliessung nur vom Hornblatte bekleidet wird, eine Angabe, die, mit Ausnahme von Sernoff, Lieberkühn und W. Müller, alle neueren Beobachter (Kessler, His, Arnold, ich selbst) bestätigt haben. Was dagegen die Säugethiere anlangt, so ist die Mehrzahl der Stimmen (Lieberkühn, Mihalkovics, Arnold und ich selbst) entgegen Kessler dafür, dass

Fig. 388. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40mal. *ab* Augenblasen (0,26 mm Höhe); *as* Augenblasenstiel (Lumen 83 μ weit); *v* Vorderhirn; *m* Mittelhirn; *i* Infundibulum; *ch* durchschimmernde Chorda; *v* Venen; *g* verdicktes Hornblatt in der Gegend der späteren Geruchsgrübchen; *mes* Mesoderma.

hier eine dünne Mesodermalage zwischen der Augenblase und dem Hornblatte sich hindurchziehe.

Umwandlungen der primitiven Augenblase im Allgemeinen.

In Betreff der weiteren Veränderungen der primitiven Augenblase gebe ich nun zunächst zur Erleichterung des Verständnisses der etwas schwierigen Verhältnisse folgende übersichtliche Schilderung. Die primitive Augenblase wird nicht als solche zum späteren *Bulbus*, vielmehr bildet sich dieser 1) aus der primitiven Blase, 2) aus einer dieselbe einstülpenden Wucherung des Mesoderma und des Hornblattes, die man kurzweg als der äusseren Haut angehörig bezeichnen kann, aus welcher die Linse, der Glaskörper, und, bei Säugern, die *Tunica vasculosa lentis*

Fig. 389.

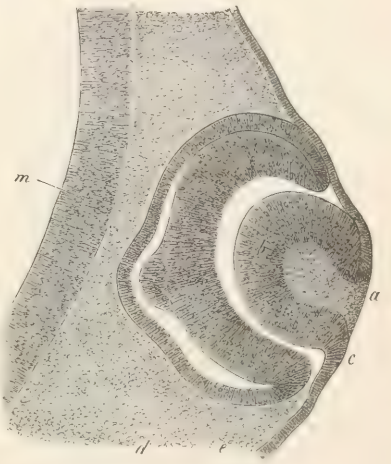


Fig. 390.

entsteht, und 3) aus einer vom mittleren Keimblatte oder den sogenannten Kopfplatten abstammenden äusseren Umhüllung, welche die *Sclera*

Fig. 389. Querschnitt durch die Anlage des Auges eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages, so dass der Stiel der primären Augenblase sichtbar ist. Mit punctirten Linien sind die Contouren eines Schnittes angegeben, der neben dem Augenstiele durchgehen würde. Vergr. etwa 100mal. *vh* Höhle des Vorderhirns; *s* Stiel der primären Augenblase; *pa* primäre Augenblase vorn schon etwas eingestülpt; *r* vordere Wand derselben, die später zur Retina wird; *p* hintere Wand derselben, Anlage des *Pigmentum nigrum*; *h* Hornblatt vor der Augenblase; *l* Linsenanlage, eine verdickte Stelle des Hornblattes mit einer Grube, der Linsengrube.

Fig. 390. Flächenschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom 3. Tage. (Osmiumpräparat.) Vergr. 143mal. *a* Linsengrube; *b* Wand der Linsenblase; *c* Zusammenhang derselben mit dem Hornblatte; *de* secundäre Augenblase; *e* vordere Hälfte derselben (Retina); *d* hintere Hälfte derselben (Pigment); *m* Wand des Vorderhirns. — Die warzenartige Wölbung an beiden Blättern der secundären Augenblase scheint Wirkung des Reagens zu sein.

und *Cornea* sammt der Aderhaut und Iris mit Ausnahme des *Pigmentum nigrum* erzeugt. Sobald nämlich die primitive Augenblase ihre bleibende Stellung eingenommen hat, wird dieselbe am distalen Pole durch eine Wucherung des Hornblattes, die zur Linse sich abschnürt, so eingestülpt, dass ihre vordere Wand an die hintere Wand sich anlegt, wodurch die primitive Blase als solche ganz verschwindet und nun ein doppelblättriges becherförmiges Gebilde darstellt, das mit seinem vorderen Rande die Linse umfasst (Figg. 389, 390). Gleichzeitig mit dieser Einstülpung und unmittelbar nachher wuchert aber auch die Cutis (d. h. die an das Ectoderma angrenzenden Mesodermalagen) medianwärts von der Linse und unterhalb derselben gegen die primitive Blase und ihren Stiel, oder den späteren Sehnerven und treibt die untere Wand der Blase gegen die obere; hierdurch entsteht unter und hinter der Linse ein besonderer Raum, der die neue Wucherung oder die Anlage des Glaskörpers enthält und gewinnt so die primitive Augenblase eine eigenthümliche Haubenform, welche die Fig. 391 deutlich macht. Der Augenblasenstiel wird in Folge dieser Wucherung bei Säugethieren von einem hohlen Cylinder, der er bisanhin war, zu einem abgeplatteten Gebilde, und schliesslich biegt

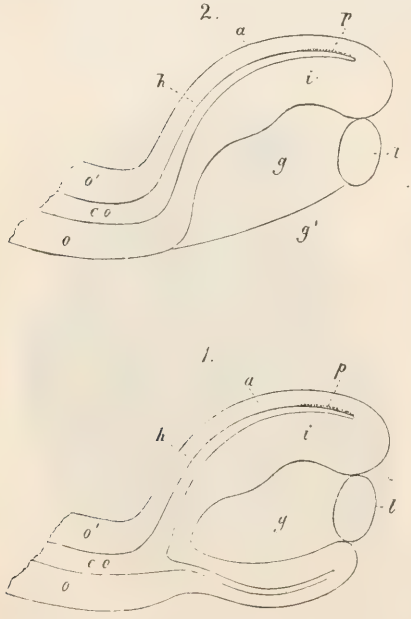
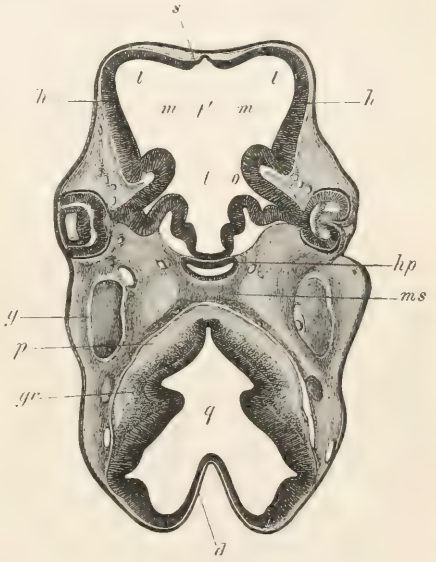


Fig. 391.

Fig. 391. Senkrechter Längsschnitt durch das Auge eines vier Wochen alten menschlichen Fötus in zwei Ansichten, die durch verschiedene Einstellung gewonnen wurden. 1. Ansicht der Schnittfläche selbst, die neben dem Eintritte des Sehnerven und der Augenspalte angelegt wurde. 2. Scheinbare Schnittfläche in der Gegend der Augenspalte. *o* untere Wand des platten, aber noch mit einer Höhlung *c o* versehenen *Nervus opticus*, die in 2 mit *i*, der inneren Lamelle der secundären Augenblase oder der Retina in Verbindung steht, in 1 dagegen mit der äusseren Lamelle *a* derselben verbunden erscheint. *o'* obere Wand des Sehnerven; *p* Stelle der äusseren Lamelle der secundären Augenblase, wo die Bildung des schwarzen Pigmentes schon begonnen hat; *l* Linse, deren Höhlung nicht dargestellt ist; *g* Glaskörper; *g'* Stelle wo der Glaskörper durch die Augenspalte mit der in das Auge eindringenden Cutislage zusammenhängt. Vergr. 100.

sich derselbe noch so um, dass er nach der Ventralseite zu eine Halbrinne erhält, während zugleich der frühere innere Hohlraum immer mehr schwindet. Denkt man sich Linse und Glaskörperanlage, sowie die Einstülpung in den Stiel der primitiven Augenblase weg, so würde die letztere nun wie ein gestielter doppelblättriger Becher erscheinen, an dessen einer Seite eine breite Spalte sich fände, eine Form, zu deren richtiger Auffassung die von Herrn Dr. Ziegler in Freiburg i/Br. unter der Leitung von Prof. Manz angefertigten Modelle nahezu unentbehrlich sind. Die Höhlung, zu der die erwähnte Spalte führt, ist natürlich nicht die ursprüngliche Höhlung der primitiven Blase, die mit der Hirnhöhle in Verbindung steht, sondern ein neues, an der Aussenseite der ursprünglichen Blase entstandenes *Cavum*, für welches nun auch ein neuer Namen, der der Höhle des Augapfels nöthig wird, während die eingestülpte primäre Blase, die »secundäre Augenblase« heisst (Fig. 392). Im weiteren Verlaufe nun verwächst die Spalte der secundären Augenblase und des Augenblasenstieles, oder die fötale Augenspalte und erscheint dann die vorhin erwähnte Wucherung des Mesoderma als isolirtes *Corpus vitreum* und als bindegewebige Axe mit den *Vasa centralia* im Sehnerven. Die vordere Oeffnung



Höhle des Augapfels.
Secundäre Augenblase.
Fötale Augenspalte.

Fig. 392.

Fig. 392. Horizontalschnitt durch den Kopf eines Schafembryo von 15 mm Länge. Vergr. 15. *t Ventriculus III* tiefer hinterer Theil; *t'* desselben vorderer Abschnitt oder Mitte des eigentlichen Vorderhirns; *m* Gegend der späteren *Foramina Monroi*; *l Ventriculus lateralis* die noch dünnwandigen Hemisphären *h* ganz erfüllend; *s* Schlussplatte der Hemisphären; *hp* hohle einfache Hypophysis; *ms* mittlerer Schädelbalken; *q Ventriculus IV*; *d* dünne Decke desselben; *p* Pyramidenfaserung? *gr* Ganglienzellenmassen am Boden des *Ventriculus IV*; *g Ganglion Gasseri*. Der Opticus *o* ist am Anfange noch hohl, dicht am Auge ist seine primitive Höhlung geschwunden. Das linke Auge zeigt die secundäre Augenblase mit Pigment in der hinteren Lamelle, eine abgeschnürte Linse mit Höhlung im Innern und beginnender Verdickung der proximalen Wand, und zwischen Ectoderma und Linse eine Lage Mesoderma, welche auch sonst die ganze secundäre Blase umgibt und in der Nähe des Augenblasenstieles Gefässe enthält. Rechts ist der Schnitt etwas tiefer als links und der vordere Theil der Augenblasenspalte getroffen.

der secundären Blase, in der die Linse liegt, wird bei den Vögeln von Anfang an nur von dem Hornblatte verschlossen, wogegen bei den Säugern auch eine dünne Mesodermalage vor der Linse vorbeigeht, die mit einer ähnlichen, die hinteren Theile der Linse umfassenden Lage zusammenhängt, welche Umhüllung der Linse von der uranfänglich zwischen der primitiven Augenblase und dem Ectoderma gelegenen Mesodermaschicht abstammt, mit dem primitiven Glaskörper untrennbar zusammenhängt und mit demselben zusammen die Anlage der später zu beschreibenden gefässhaltigen Kapsel der Linse darstellt. Aus den die secundäre Augenblase von aussen umschliessenden Mesodermalagen, die bei Säugern mit der gefässreichen Kapsel der Linse zusammenhängen, differenzirt sich nach und nach eine besondere Faserhaut heraus, die später in Aderhaut und Sclera zerfällt, jedoch noch bevor diese letzte Sonderung vollendet ist, aus ihrem vorderen Theile die Hauptmasse der Cornea und die Iris hervortreibt.

Bindegewebige Hüllen des Auges der Säuger.

Anmerkung. In Betreff der bei der Bildung und Abschnürung der primären Augenblase, bei der Linsenbildung und der Entstehung der secundären Augenblase massgebenden Vorgänge vergleiche man die Ableitungen von His, Götte und Kessler, welche Autoren alle wesentlich mechanische Vorgänge zur Erklärung herbeiziehen, mit dem Unterschiede jedoch, dass Götte dieselben in die Elementartheile der betreffenden Theile selbst verlegt, während His an von aussen kommende Wirkungen denkt und Kessler, wenn ich ihn recht verstehe, eine mittlere Stellung einnimmt. Was mich anlangt, so habe ich schon in der ersten Hälfte dieses Werkes auf S. 396 den Satz aufgestellt, »dass jedes Wachsthum von Organismen in erster Linie und wesentlich aus dem Wachsthume ihrer Formtheilchen abgeleitet werden müsse« und stimmen somit Götte und ich in diesem allgemeinen Gesichtspuncte überein. Im Einzelnen haben wir dagegen wohl in Manchem verschiedene Anschauungen, auf welche einzugehen hier nicht der Ort ist. Für mich ist die Bildung der primitiven Augenblase die Folge einer local gesteigerten Vermehrung der Zellen der Medullarplatte des Vorderhirns in der Fläche und die Abschnürung der Blase muss erfolgen, wenn eine solche Flächenvergrösserung rings um die Blase in der Wand des Vorderhirns statthat, während in der Blase selbst relativer Stillstand eintritt. Die Augenblase zieht sich ein, stülpt sich ein, wird eingestülpt, wenn am distalen Pole derselben ein Ruhepunct eintritt, rings um diesen Pol herum dagegen die Zellen energisch sich vermehren, so dass eine Flächenvergrösserung eintritt. So kann successive die ganze eine Hälfte der Blase in die andere eingestülpt werden, gerade wie bei einer *Gastrula*, die aus einer *Blastula* hervorgeht, in welchem Falle sicherlich keine von aussen einwirkenden Momente vorhanden sind. Die Linsenbildung beruht auf ähnlichen Vorgängen. Entweder wuchert die Linse als solider Körper aus dem Ectoderma hervor, wie bei den niederen Wirbelthieren, oder sie bildet sich als Blase durch Einstülpung, indem wiederum die Mitte ihrer Anlage Ruhepunct ist, die peripheren Zonen dagegen in der Fläche sich ausdehnen. Dass solche Vorgänge ganz unabhängig von andern Gestaltungen vorkommen

können, lehrt deutlich auch die primitive Gehörblase und die primitive Geruchsblase, und ist nicht die geringste Nöthigung vorhanden, bei der Linsenbildung an Einflüsse von Seiten der Augenblase zu denken. Für mich sind die Abschnürung der Linse und die Einstülpung der secundären Augenblase zwei von einander unabhängige Vorgänge, die zu gleicher Zeit nach wesentlich denselben Gesetzen auftreten, wobei allerdings unentschieden bleiben muss, ob diese Concordanz nicht in irgend einer Weise eine tiefere Begründung findet, wobei vielleicht vor Allem an noch unermittelte Beziehungen des Gefässsystems zu denken wäre. Noch bemerke ich, dass für die Unabhängigkeit der Bildung der secundären Augenblase der von Götte bei Bombinator (523) und von mir beim Kaninchen (S. 299) beobachtete Umstand spricht, dass die Einziehung der primitiven Augenblase etwas früher beginnt als die Bildung der Linse.

Macht somit die Erklärung der ersten Gestaltung des Auges im Grossen und Ganzen, d. h. ihre Ableitung von gesetzmässigen Aeusserungen des Zellenlebens der betreffenden Theile keine Schwierigkeiten, so ergeben sich solche auch nicht beim Eingehen auf Einzelnheiten, und hebe ich in dieser Beziehung besonders hervor, dass die spätere, so auffallende Verdünnung der vorderen Wand der Linsenblase und der proximalen Lamelle der secundären Augenblase Vorgänge sind, die nicht nur an vielen Orten vorkommen, sondern auch unschwer sich erklären. Längst bekannt ist die ungemeine Verdünnung, welche die anfänglich so dicke dorsale Wand des Hinterhirns in späteren Zeiten erleidet (S. auch J. Shaw, Die Decke der Hinter- und Nachhirnblase in Schenk's Mitth. Heft II. 1878 S. 137), und ähnliches findet sich auch beim primitiven Gehörbläschen in späteren Zeiten, vor allem am *Aquaeductus vestibuli* (S. Böttcher No. 83). In allen diesen Fällen setze ich die Verdünnung der betreffenden Zellenlagen auf Rechnung einer fortgesetzten Theilung ihrer Elemente unter Mitwirkung eines auf die gesammte Lage statthabenden Druckes, der beim Auge von der distalen Wand der secundären Augenblase (der Retina) und der hinteren Wand der hohlen Linsenanlage ausgeht, von welchen beiden Theilen ja leicht nachzuweisen ist, dass sie mächtig sich verdicken. Die genaueren Vorgänge bei der Verdünnung der betreffenden Zellenlagen sind übrigens noch näher zu untersuchen und bemerke ich nur, dass ein Uebergang langgestreckter Elemente, in nicht erheblich breitere aber niedrige Zellen am leichtesten sich zu erklären scheint durch die Annahme von wiederholten Quertheilungen und Verschiebungen der Zellen in der Art, dass die Gesammtlage einschichtig bleibt.

§ 43.

Bildung der Linse.

Geschichtliches.

Im Anfange der dreissiger Jahre entdeckte Huschke, dass die Linsenkapsel eine »Einstülpung des äusseren Hautsystems« ist, die nachher von demselben sich abschnürt und in sich die Linse erzeugt (Isis 1831 S. 950 und Meck. Arch. 1832 S. 17). Diese wichtige Beobachtung wurde später von Carl Vogt bei *Coregonus palaea*, von mir bei den Tintenfischen und von Remak beim Hühnchen bestätigt und gilt jetzt, nachdem

zahlreiche neuere Forscher aus fast allen Abtheilungen der Wirbelthiere weitere Belege beigebracht haben, der Satz, dass die Linse von den äusseren Bedeckungen aus sich entwickelt, als ganz ausgemacht. Was die feineren Vorgänge der Linsenbildung betrifft, so hatte Huschke keine Kenntniss derselben und ist C. Vogt der erste, der zeigte, dass die Linse aus den Epidermiszellen der Linsengrube hervorgeht, welche nach der Abschnürung der Einstülpung erst einen hohlen Sack und dann einen soliden, durch und durch aus Zellen gebildeten Körper darstellen (No. 24 pag. 76, 77). Dieselben Beziehungen der Linse zu dem Epithel der Linsengrube machte auch ich für die Tintenfische wahrscheinlich (No. 134 S. 103) und Remak bestätigte dann diese Erfahrungen bei Fischen, beim Frosche und beim Hühnchen. Am genauesten hat dieser Forscher die Linsenbildung bei dem letzten Thiere verfolgt und die bei derselben stattbildenden Vorgänge durch die Fig. 393 vergegenwärtigt, welche in Anbetracht, dass dieselben ideale Schnitte darstellen und nur durch Betrachtung ganzer Embryonen von der Bauchseite gewonnen wurden (S. die Erklärung von Remak's Figg. 58—60 auf Taf. V und die Figg. 54, 55, 57 derselben Tafel), die Verhältnisse auffallend richtig wiedergeben. Beim Frosche soll nach Remak die Linse nur aus der tieferen farblosen Schicht des Hornblattes sich entwickeln, jedoch anfänglich ebenfalls blasig sein, bei Fischen dagegen (*Aspius alburnus*, *Leuciscus erythrophthalmus*) sah Remak die Linsengrube nach aussen offen (S. 91 Anm. 72), fand jedoch bei *Gobio* die eben abgeschnürte Linse schon solid und aus Linsenfasern gebildet, die während der Abschnürung sich bilden (S. 184 Anm. 20).

Fig. 393.

Diese Erfahrungen Remak's sind in neuerer Zeit zum Theil bestätigt, zum Theil erweitert und ergänzt worden und befinden wir uns jetzt in der Lage, über die Linsenbildung aller Wirbelthierabtheilungen eingehendere Beobachtungen zu besitzen.

Fig. 393. Längsschnitte des Auges von Hühnerembryonen nach Remak. 1. Von einem etwa 65 Stunden alten Embryo. 2. Von einem nur wenige Stunden älteren Embryo. 3. Von einem viertägigen Embryo. *h* Hornblatt; *l* Linse bei 1 noch sackförmig und mit dem Hornblatte verbunden, bei 2 und 3 abgeschnürt, aber noch hohl; *o* Linsengrube; *r* eingestülpter Theil der primitiven Augenblase, der zur Retina wird; *u* hinterer Theil der Augenblase, der, wie Remak glaubt, zur gesammten Uvea wird und bei 1 und 2 durch den hohlen Sehnerven mit dem Gehirne verbunden ist; *x* Verdickung des Hornblattes um die Stelle, von der die Linse sich abgeschnürt hat; *gl* Glaskörper.

Linse der Säugethiere.

Bei den Säugethieren ist die erste Entstehung der Linse bis jetzt nur von Arnold, Mihalkovics und Kessler untersucht worden, doch stimmen diese Forscher mit Bezug auf einzelne Puncte nicht miteinander überein, so dass Arnold die Linse als soliden Körper, Kessler dagegen als Hohlgebilde sich abschnüren lässt und Mihalkovics eine vermittelnde Stellung einnimmt. Ich habe die erste Linsenbildung beim Kaninchen untersucht und hierbei folgendes gefunden.

Bei einem Embryo von 10 Tagen zeigte das Ectoderma in der Gegend der Augenblasen noch keinerlei Verdickung und bestand bei einer Dicke von 7,6 μ in der Mitte und 11,0 μ jenseits der Randgegend der Blase aus zwei Zellenlagen, einer oberflächlichen von stark abgeplatteten Elementen und einer tieferen Schicht von quadratischen Zellen. Ein etwas älterer Embryo desselben Tages mit 2 mm Länge des Vorderkopfes (S. Fig. 175) zeigte eine primitive Augenblase von 0,47 mm Höhe, deren proximale Wand 72—76 μ mass, während die distale 57—60 μ betrug und so nahe an das Hornblatt herangewachsen war, dass nur noch eine ganz zarte Mesodermalage zwischen beiden zu erkennen war. Hier war das Hornblatt vor dem Auge entschieden auf 26 μ verdickt, während es neben demselben nur 7,6 μ mass, und zeigte ausser den oberflächlichen platten Zellen scheinbar mehrere Lagen senkrecht stehender Elemente, deren Kerne in zwei bis drei Reihen übereinander standen. Bei einem Embryo des 11. Tages wurde zuerst eine deutliche Linsengrube wahrgenommen mit einem bis zu 34—38 μ verdickten Hornblatte, und betrug der ganze Durchmesser der verdickten und eingezogenen Stelle mit Inbegriff des wulstigen Randes an einem Horizontalschnitte 0,26 mm, und die Tiefe der Grube am tiefsten Theile etwa 38 μ. Die gesammte Oberfläche der Grube war vollkommen glatt, ohne Spur einer Auflagerung oder Hervorragung, und die Wand derselben ebenso zusammengesetzt, wie bei dem letztbeschriebenen Embryo nur mit noch ausgeprägterer Schichtung der tieferen, senkrecht stehenden Elemente.

In weiterer Entwicklung nimmt die Linsengrube bei Embryonen des 11. und des Anfanges des 12. Tages die Form an, welche die Fig. 394 wiedergibt. Das Auge, d. h. die secundäre Augenblase misst um diese Zeit 0,45—0,51 mm im Horizontalschnitte und die Linse in ihrem grösseren Durchmesser 0,23 mm. Die Mündung der Linsengrube beträgt 76 μ und die Dicke der Wand der Linsenblase 40—45 μ. Bezüglich auf ihre Zusammensetzung, so schien die Wand ganz und gar aus langen, in der Richtung der Dicke gestellten Elementen zu bestehen und konnte von den oben beschriebenen platten oberflächlichen Zellen nichts mehr wahrgenommen werden. Es ist jedoch zu bemerken, dass

die jüngeren Embryonen, an denen dies der Fall gewesen war, alle mit Osmiumsäure behandelt worden waren, die anderen dagegen mit Chromsäure und Alkohol.

Am 12. Tage schnürt sich beim Kaninchen die Linse ab und erscheint dann auf eine kurze Zeit als eine überall gleich dicke Blase, wie

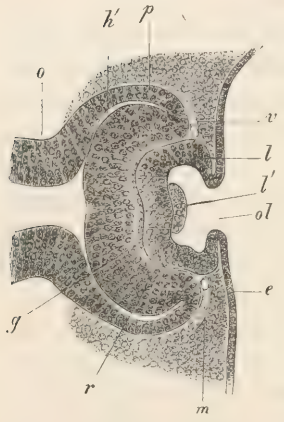


Fig. 394.

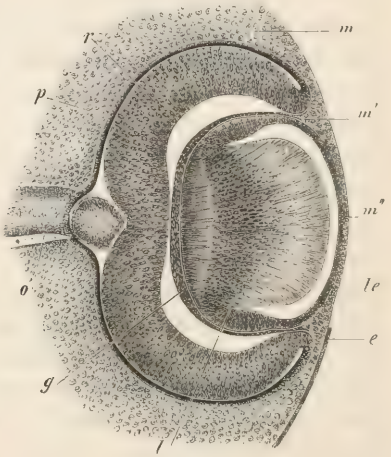


Fig. 395.

die Fig. 397 eine solche vom Menschen zeigt. In weiterer Entwicklung wuchern die Zellen der hinteren Wand der Linsenblase und nimmt die

Fig. 394. Horizontalschnitt durch das Auge eines Kaninchens von 12 Tagen und 6 Stunden. Vergr. 70mal. *o* Stiel der Augenblase mit weiter Höhlung ; *h'* Rest der Höhlung der primären Augenblase; *p* proximale Lamelle der secundären Blase (*Pigmentum nigrum*); *r* distale Lamelle (Retina); *g* Glaskörper; *l* Linsenblase bei *o l* weit offen, im Grunde bei *l'* wie mit einer warzenförmigen Auflagerung; *m* Mesoderma mit *v* einem Ringgefässe am vorderen Rande der secundären Blase; *e* Ectoderma.

Fig. 395. Auge eines Kaninchens von 14 Tagen im Horizontalschnitte. Vergr. 65mal. *o* Opticus; *p Pigmentum nigrum; r* Retina; *g* Glaskörper. Zwischen beiden Theilen ein durch Schrumpfen des Glaskörpers entstandener Zwischenraum; *l* hintere dicke Wand der Linsenblase oder Anlage der Linse; *le* vordere dünne Wand der Linsenblase oder Epithel der Linsenkapsel. Zwischen beiden der Rest der Höhlung der Linsenblase; *m* Mesoderma um die secundäre Augenblase herum, noch ohne Andeutung von *Sclera* und *Chorioidea; m'* Stelle wo dieses Mesoderma mit der mesodermatischen Umhüllung der hinteren Wand der Linse oder dem Glaskörper zusammenhängt; *m''* dünne Mesodermalage vor der Linse, Anlage der Pupillarhaut und zum Theil auch der Cornea. Das Epithel vor dem Auge (späteres Conjunctivalepithel) ist bis auf einen kleinen Rest bei *e* abgefallen.

Linse die Form an, welche die Fig. 375 wiedergiebt. Noch später zeigt die Linse die Verhältnisse der Fig. 396 und lässt sich aus diesen Figuren mit Leichtigkeit das Bildungsgesetz der fötalen Linse nachweisen, wie dasselbe zuerst von Babuchin in vollem Umfange geschehen ist, nachdem lange vorher von H. Meyer die zellige Natur der Linsenfasern und von mir beim Erwachsenen die Bildung derselben aus dem Epithel der Linsenkapsel beschrieben worden war. Es wachsen nämlich die Zellen der hinteren Wand der fötalen Linsenblase alle in Fasern aus in der Art, dass die mittleren Zellen am raschesten, die seitlichen weniger schnell wachsen, wodurch bewirkt wird, dass die ganze hintere Wand der Linsenblase in Gestalt einer kugeligen Warze sich erhebt, welche immer mehr in die Höhle der Blase vorspringt und schliesslich dicht an die vordere Wand heranrückt, so dass dann die Höhle bis auf eine schmale Spalte verschwunden ist. Hierbei zeigen die aus den Epithelzellen der Linsenblase hervorgehenden Linsenfasern ganz bestimmte Anordnungen, und zwar verlaufen die in der Axe gelegenen Fasern ganz gerade nach vorn, während die seitlichen immer mehr sich krümmen in der Art, dass sie ihre Concavität der Oberfläche der Linse zuwenden. Diese Bogenfasern werden gegen den Linsenrand immer kürzer und gehen dann ganz allmälig wesentlich in derselben Weise in die Zellen der vorderen Wand der Linsenblase über, wie ich dies von Erwachsenen vor langer Zeit abgebildet (Mikr. Anat. Fig. 426). Zu bemerken ist hierbei noch, dass das Auswachsen in Fasern, das zuerst nur an den Zellen der hinteren Wand der blasenförmigen Linse zu beobachten ist, später, nachdem einmal eine Anlage der Linse selbst sich gebildet hat, auch auf die Seitenwände des Organes fortschreitet und schliesslich den Aequator der Linse erreicht. Demzufolge verrückt sich auch die Stelle, wo das Epithel der Linsenkapsel (d. h. die nicht veränderten Zellen der vorderen Hälfte der Linsenanlage) in die eigentliche Linse sich umbiegt, im Laufe der Entwicklung von hinten nach vorn und ist bei jungen Linsen ganz hinten gelegen.

Die fötale gut ausgebildete Linse unterscheidet sich sehr wesentlich von dem fertigen Organe einmal dadurch, dass alle Linsenfasern Kerne besitzen und zweitens durch den Verlauf der Fasern, die der Axe des Organes mehr weniger parallel von der hinteren zur vorderen Fläche ziehen. Der spätere concentrisch blätterige Bau kommt dadurch zu Stande, dass nach und nach die jungen, neu sich anlagernden Fasern der Oberfläche der Linse parallel sich krümmen und die erst gebildeten Fasern überwuchern, so dass zuletzt die fötale Linse zum Kerne des fertigen Organes wird. Hierbei tritt dann auch die Bildung der Linsensterne ein, die unter der Voraussetzung, dass alle Linsenfasern eine gleiche Wachsthums-

grösse besitzen und gleich lang sind, im Allgemeinen leicht verständlich ist, wenn auch auf die Erklärung der besonderen Form der Sterne für einmal verzichtet werden muss. Während dieser Umgestaltungen der Gesammtlinse ändern sich auch die Verhältnisse der Kerne der Linsenfasern. Anfangs sind dieselben, wie schon bemerkt, in allen Fasern vorhanden und liegen in der eben gebildeten Linse so, dass sie eine besondere Zone bilden, deren Gestalt aus den Figg. 395 und 396 deutlich hervorgeht, und von welcher ich nur noch bemerke, dass sie die Kerne in mehrfachen Reihen enthält, ebenso wie die frühere scheinbar mehrschichtige Zellenlage der hinteren Wand der Linsenblase. Eine solche durchgehende Kernzone zeigen die Linsen von Embryonen lange Zeit hindurch (Linsen von Kaninchen vom Durchmesser von 2—3 mm), endlich beginnen jedoch die centralen Kerne zu verkümmern, so dass die fertige Linse nur noch in ihren Randschichten solche zeigt.

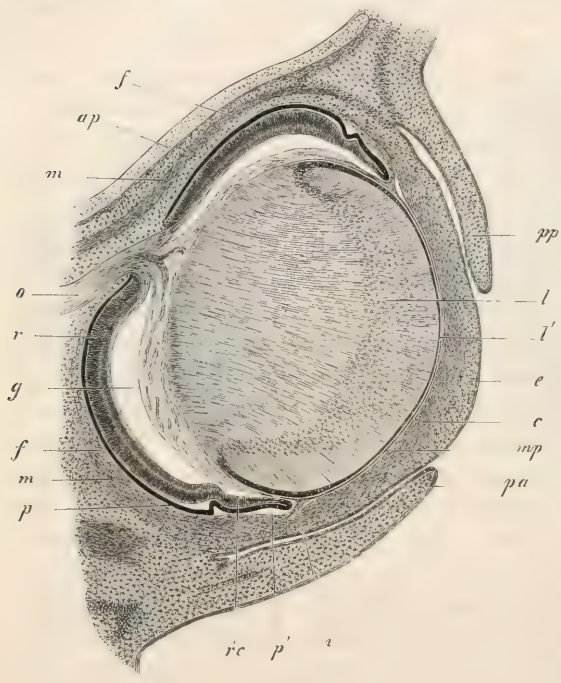


Fig. 396.

Linsenkapsel.

Die structurlose Linsenkapsel ist in ihrem ersten Auftreten bei den Säugethieren schwer zu verfolgen und begreift sich leicht, dass die von mir aufgestellte Vermuthung, dass dieselbe eine Cuticularbildung sei und von den Linsenzellen abgesondert werde, Gegner gefunden hat

Fig. 396. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal. *o* Opticus; *ap Ala parva*; *r s*, *r i Rectus sup. et inferior*; *o i Oblig. inferior*; *p Pigmentum nigrum*; *r* Retina; *ch* Anlage der *Chorioidea*; *r s Pars ciliaris retinae*; *p i* vorderer Rand der secundären Augenblase oder Anlage des Irispigmentes; *g* Glaskörper, durch Schrumpfen von der Retina abgehoben, ausser hinten, wo die *Art. capsularis* als Fortsetzung der *Art. centralis retinae* erscheint; *i* Iris; *m p Membrana pupillaris*; *c* Cornea mit Epithel *e*; *p s Palpebra superior*; *p i Palpebra inferior*; *l* Linse; *l'* Linsenepithel.

(Lieberkühn, Arnold, Sernoff u. A.), welche dieselbe vom mittleren Keimblatte ableiten. Sicher ist soviel, dass die Linse in frühester Zeit schon eine zarte Begrenzungshaut besitzt, und wenn man, wie Kessler, eine Umhüllung der eben gebildeten Linse durch das mittlere Keimblatt läugnet, so ist die Frage nach der Abstammung dieser Hülle bald entschieden. Für mich, der ich in dieser Beziehung anderer Ansicht bin (siehe unten), liegt die Sache nicht so einfach und scheinen vor Allem die Verhältnisse der Vögel entscheidend zu sein, bei denen an der vorderen Wand der Linse eine Bekleidung durch das Mesoderma fehlt und deswegen die Linsenkapsel unmöglich anders denn als *Cuticula* gedeutet werden kann.

Linse des Menschen.

Ich reihe nun noch das Wenige an, was wir von den frühesten Zuständen der Linse des Menschen wissen. In der ersten Auflage dieses Werkes schilderte ich die Linse eines 4 Wochen alten menschlichen Embryo. Dieselbe hatte einen Gesammtdurchmesser von 0,13 mm, war hohl, wie die eben abgeschnürten Linsen von Säugern und bestand in ihrer 45 μ dicken Wand aus länglichen, 7—9 μ breiten Zellen, die höchstens in 3 Lagen angeordnet schienen (Fig. 397). Eine äussere Ausmündung der Linsenhöhle war in diesem Falle nicht vorhanden, dagegen hat Kessler vor Kurzem bei einem 3 Wochen alten Embryo des Menschen eine noch offene Linse gefunden, die auf Schnitten ganz so sich ausnahm, wie die von demselben Autor unter Fig. 67 abgebildete Linsengrube der Maus.

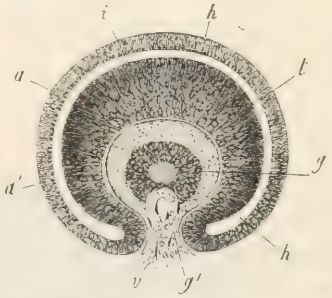


Fig. 397.

Die Linse des älteren menschlichen Fötus vom 5. Monate an und die des Neugeborenen hat einen dreistrahligen Linsenstern. Die Linsenkapsel misst beim Neugeborenen an ihrer vorderen Wand 7,6—8,1 μ.

Fig. 397. Vordere Hälfte eines senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, von der Schnittfläche aus gesehen, 100mal vergr. *l* Linse mit einer centralen Höhle; *g* Glaskörper durch einen Stiel *g'*, der durch die Augenspalte hindurchdringt, mit der Haut unterhalb des Auges verbunden; *c* Gefässschlinge, die in diesem Stiele in das Innere des Glaskörpers eindringt und hinter der Linse liegt; *i* innere Lamelle der secundären Augenblase oder Retina; *a* äussere Lamelle derselben, die bei *a'* schon Pigment in ihren Zellen enthält und zur Pigmentlage der *Chorioidea* sich gestaltet; *h* Zwischenraum zwischen beiden Lamellen oder Rest der Höhle der primitiven Augenblase.

Linse der Vögel.

Bei den Vögeln entwickelt sich die Linse wesentlich in derselben Weise wie bei den Säugethieren, nur dass hier zwischen Linse und primärer Augenblase keine Lage des mittleren Keimblattes sich findet. Fig. 398 zeigt den nahezu frühesten Zustand der Linse, in welchem dieselbe eine 0,026 mm dicke Stelle des Ectoderma darstellt (während die umgebenden Theile dieser Lage nicht mehr als 0,011 mm betragen) und

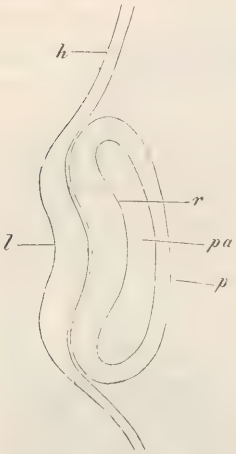


Fig. 398.

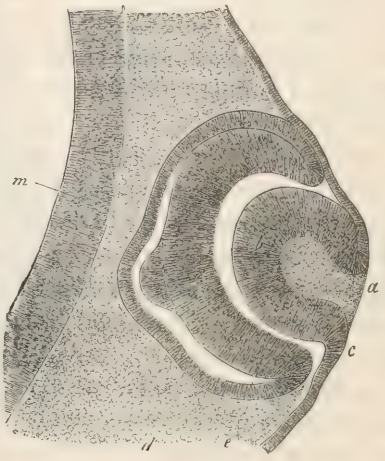


Fig. 399.

in der Mitte eine leichte Einsenkung, die Linsengrube besitzt. Wie bei Säugern wandelt sich diese Linsenanlage, die der Stellung der Kerne zufolge wie mehrschichtig erscheint, und an der freien Fläche ebenso wie das Ectoderma eine einfache Lage ganz platter Schüppchen besitzt, nach und nach in eine Blase um, indem der Rand der Grube sich zusammenzieht, welchem Stadium die Fig. 399 entnommen ist, und endlich schliesst sich am 3. Tage die Oeffnung, die in die Linsengrube führt, von welcher die Fig. 131 noch den letzten, etwas excentrisch gelagerten Rest zeigt, so dass

Fig. 398. Horizontalschnitt durch die Anlage des Auges eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Tages. Vergr. 100. *l* Linsenanlage, eine verdickte Stelle des Hornblattes mit einer Vertiefung der Linsengrube; *h* Hornblatt neben dem Auge; *pa* primäre Augenblase schon etwas eingestülpt; *r* distale Wand derselben, Anlage der Retina; *p* ihre distale Wand, Anlage des *Pigmentum nigrum*.

Fig. 399. Flächenschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom 3. Tage (Osmiumpräparat). Vergr. 143mal. *a* Linsengrube; *b* Wand der Linsenblase; *c* Zusammenhang derselben mit dem Hornblatte; *de* secundäre Augenblase; *e* vordere Hälfte derselben (Retina); *d* hintere Hälfte derselben (Pigment); *m* Wand des Vorderhirns. — Die warzenartige Wölbung an beiden Blättern der secundären Augenblase scheint Wirkung des Reagens zu sein.

dann die Linse eine gleichmässig dicke rundliche Blase darstellt (Fig. 400).

Die weitere Entwicklung der Linse des Hühnchens ist anfangs ebenso wie bei den Säugethieren und gebe ich zum Belege die Fig. 401, in der jedoch der hintere Theil der Linse nicht ausgezeichnet ist. Auffallend und eigenthümlich ist an dieser Linse nur die Dicke der seitlichen Wand der Linsenblase, und steht dieselbe mit einer besonderen Bildung der fertigen Linse des Vogels in Zusammenhang, die wir durch Brücke und vor Allem durch H. Müller kennen gelernt haben, nämlich mit einer äquatorialen Zone verticaler kurzer Linsenfasern (S. H. Müller, Arch. f. Ophth. III und

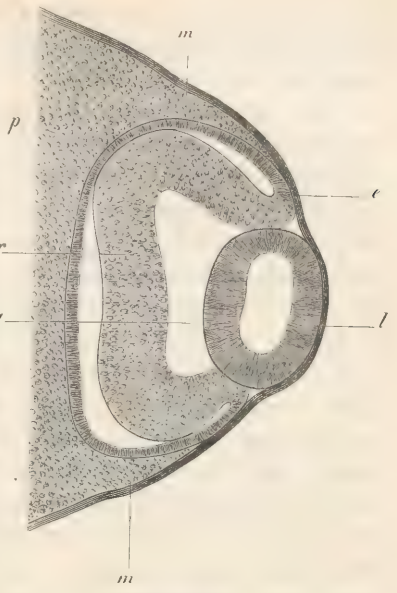


Fig. 400.

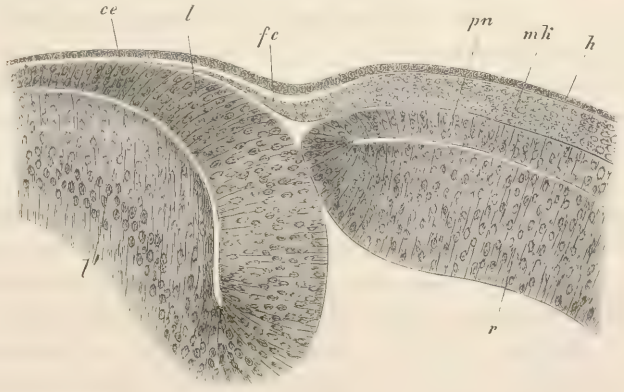


Fig. 401.

Fig. 400. Horizontalschnitt durch das Auge eines Hühnchens vom 3. Tage Vergr. 106mal. *m* Mesoderma; *e* Ectoderma; *l* Linse (im *Diam. antero-posterior* dick 0,156 mm); *r* Retina, dick 0,07 mm; *p* Pigment; *g* Glaskörper.

Fig. 401. Vorderster Theil der Augenanlage eines Hühnerembryo von 4 Tagen. Vergr. 216mal. *l* Vordere Wand der Linsenblase; *l'* hintere Wand derselben (Linse nicht ausgezeichnet); *ce* Epithel der Cornea; *fc* Faserlage der Cornea, Fortsetzung des um die secundäre Augenblase gelegenen mittleren Keimblattes *mk*, mit einer an der Aussenseite gelegenen hellen Lage von Grundsubstanz (Kessler's *Cornea propria*); *h* Ectoderma; *r* distale Wand der secundären Augenblase (Retina); *pn* proximale Wand derselben (*Pigmentum nigrum*).

Ges. Abh. S. 191, an beiden Orten mit Abbildung: Kessler, Taf. II Fig. 22, welche schon beim Embryo sich entwickeln (Kessler, Taf. II, Figg. 10. 12. 17. 18. 19).

Linse der niederen Wirbelthiere.

Von den unter den Vögeln stehenden Wirbelthieren sind schon manche auf die Entwicklung der Linse untersucht, doch hat sich bis jetzt kein rechter Einklang der Beobachtungen herausgestellt. Nachdem man früher bei manchen dieser Geschöpfe eine Linsenbildung wie bei den Säugern und Vögeln, d. h. unter Bildung einer nach aussen offenen Linsengrube gefunden haben wollte (Vogt bei *Coregonus palaea*, Remak bei *Gobio*, eine Ansicht, die auch in unsern Tagen Schenk für die Fische, Balfour für die Plagiostomen, W. Müller für Triton und, wenn ich ihn recht auffasse, Kessler für die Reptilien (*Vipera berus*, *Lacerta*) vertreten, scheint jetzt die grössere Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, dass, wenigstens bei den Amphibien und Fischen, die Linse überall wesentlich aus der tiefen Lage des Ectoderma (dem sogenannten Sinnesblatte) hervorgeht, wie dies Remak zuerst beim Frosche nachwies, während die äussere Schicht (die Hornschicht) an der Bildung derselben gar keinen oder einen nur unwesentlichen Antheil nimmt. Für diesen Bildungsmodus, bei welchem die Linsenanlage nicht nothwendig als solide Bildung sich abschnürt, sondern auch eine Höhlung entwickeln kann, sprechen vor Allem die Erfahrungen von Oellacher (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1872) und Mihalkovics (l. i. c.) bei Fröschen, von Remak (No. 9 S. 150), Götte (No. 23 S. 327) und Kessler bei Amphibien, und bin ich der Meinung, dass auch die Erfahrungen von Schenk und Balfour bei Fischen und möglicherweise sogar die von Kessler bei den Reptilien eine solche Deutung zulassen, obschon ich zugebe, dass Kessler's Fig. 76 mehr für Vorgänge wie beim Hühnchen spricht. Das allen Wirbelthieren bei der Linsenbildung gemeinsame hat zuerst Mihalkovics zu finden gewusst, und das ist das, dass dieses Organ überall aus der tieferen Zellenlage des Ectoderma sich entwickelt. Ich füge bei, dass, wo die äussere Lage des Ectoderma dicker ist, dieselbe sich nicht mit einstülpt, was dagegen geschieht, wo diese Lage dünn ist wie bei den Säugern und bei den Vögeln. Allein auch hier hat diese Lage an der Linsenbildung keinen Theil.

Anmerkung. Nach Arnold entwickelt sich die Linse beim Rinde als ein solider Körper und stützt sich Arnold bei dieser Annahme darauf, dass einmal die eben angelegte Linsengrube von einer besonderen Zellenmasse erfüllt sei (Fig. 3), und dass zweitens auch im Innern der Linse, gleich nach ihrer Abschnürung, eine besondere Zellenmasse die ganze Höhlung erfülle (Fig. 6). Zellenauflagerungen im Grunde der Linsengrube sahen auch Kessler beim Schafe (Figg. 81 und 82) nicht aber bei der Maus (Figg. 66 u. 67) und

ebenso fand dieser Autor beim Schafe auch Zellen in der eben abgeschnürten Linse (Fig. 69). Während nun aber Kessler die Angaben von Arnold auf Täuschungen zurückzuführen sucht (S. 17), ist er geneigt, die von ihm selbst beobachteten Auflagerungen von Wucherungen der äusseren Lage des Hornblattes abzuleiten (S. 18 Anm. 2), in ähnlicher Weise wie dies bereits vor ihm Mihalkovics gethan, der in seinen Figg. 2 u. 3 diese Verhältnisse vom Kaninchen darstellt. Was mich betrifft, so kenne ich die erwähnten Auflagerungen vom Kaninchen (Fig. 394) und rührten dieselben in meinen Fällen von Faltenbildungen der Wand der offenen Linsenblase her, die bei Schnitten in gewissen Richtungen und bei bestimmten Einstellungen des Mikroskopes wie besondere Zellenmassen erschienen. Ausser solchen Falten kann auch der Rand der Linsengrube an nicht ganz dünnen Schnitten zu Verwechslungen Veranlassung geben und scheint die Kessler'sche Figur 67 eine solche Deutung nahezulegen. Ich bin somit vorläufig eher geneigt, das Vorkommen von Zellenauflagerungen im Grunde offener Linsenblasen zu läugnen, glaube jedoch immerhin die Annahme von Mihalkovics und Kessler, dass die äusserste Lage platter Zellen des Ectoderma solche Wucherungen bewirken könne, zu weiterer Prüfung empfehlen und auf keinen Fall als unmöglich bezeichnen zu sollen.

§ 44.

Glaskörper, Gefässe von Glaskörper und Linse.

Zu derselben Zeit, in welcher die Linse sich anlegt, erscheinen auch die ersten Spuren des Glaskörpers, eines Organes, dessen Verhältnisse in manchen Beziehungen noch nicht vollkommen klar sind.

Bildung des Glaskörpers.

So lange als die Einstülpung der primitiven Augenblase nicht bekannt war, lag es am nächsten, den Glaskörper als die fester gewordene Flüssigkeit im Innern dieser Blase aufzufassen und denselben mit der Flüssigkeit in den Hirnhöhlen zu vergleichen, eine Annahme, die wir bei v. Baer und seinen Zeitgenossen treffen. Als dann aber Huschke im Jahre 1835 (Ammon's Zeitschr. f. Ophthalm. S. 275) gezeigt hatte, dass die primitive Augenblase, wie er glaubte, durch die Bildung der Linse so eingestülpt werde, dass die vordere Wand derselben an die hintere Wand sich anlege und jede Spur der früheren Höhlung schwinde, wurde es klar, dass der Glaskörper nicht im Innern der primitiven Blase, sondern gerade umgekehrt an der Aussenseite derselben, d. h. zwischen ihrem vorderen eingestülpten Blatte und der Linse sich bilden müsse, doch gelang es weder Huschke noch Remak, der, wie wir oben sahen, zu denselben Ergebnissen gelangt war, irgend weitere Thatsachen nach dieser Seite aufzufinden. Erst Schöler, einem Schüler Reichert's, gebührt das Verdienst, gezeigt zu haben, dass auch der Glaskörper von aussen her in die primitive Augenblase sich einstülpt, wie dies die Fig. 402 versinnlicht. Während nämlich von vorn her die Linse sich gegen

die primitive Augenblase heranbildet, geschieht diess nahezu gleichzeitig auch von unten her durch einen Fortsatz, oder eine Wucherung des Mesoderma, die man nicht unrichtig als der Cutis und dem subcutanen Gewebe angehörig bezeichnen kann, wenn auch das mittlere Keimblatt um diese Zeit am Kopfe noch gar keine Abspaltungen zeigt. Anfänglich erscheint dieser Fortsatz in Gestalt einer kurzen und schmalen Leiste, welche unmittelbar hinter und unter der Linse, die untere Wand der primitiven Blase gegen die obere drängt, bald aber wuchert dieser Fortsatz mit Ausnahme seiner Abgangsstelle vom Mesoderma zu einem massigeren Gebilde heran, welches im Allgemeinen die Form einer mehr weniger dicken, vorn und unten offenen Kugelschale besitzt, mit andern Worten in seiner Gestalt derjenigen der Höhlung des secundären Auges entspricht, wenn man den Raum abzieht, den die Linse erfüllt. Mit dem äusseren Mesoderma hängt der Glaskörper so lange zusammen, als der enge Zugang zur Höhlung der secundären Augenblase oder die sogenannte fötale Augenspalte offen ist. Sobald jedoch diese sich geschlossen hat, erscheint die secundäre Augenblase als ein Becher, der in seinem Innern den Glaskörper und an seiner Mündung die Linse enthält.

Fig. 402.

Diese Darstellung Schöler's habe ich schon vor Jahren (1. Auflage) für Hühnerembryonen und den Menschen bestätigt gefunden und seither haben alle Autoren, die mit der ersten Entwicklung des Auges sich beschäftigt haben, wesentlich dieselben Resultate erhalten. Doch ergaben sich auch gewisse Abweichungen bei den verschiedenen Thierformen und werden wir daher im Folgenden die einzelnen Abtheilungen für sich behandeln.

Fig. 402. Vordere Hälfte eines senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, von der Schnittfläche aus gesehen, 100mal vergr. *l* Linse mit einer centralen Höhle; *g* Glaskörper durch einen Stiel *g'*, der durch die Augenspalte hindurchdringt, mit der Haut unterhalb des Auges verbunden; *v* Gefässschlinge, die in diesem Stiele in das Innere des Glaskörpers eindringt und hinter der Linse liegt; *i* innere Lamelle der secundären Augenblase oder Retina; *a* äussere Lamelle derselben, die bei *a'* schon Pigment in ihren Zellen enthält und zur Pigmentlage der *Chorioidea* sich gestaltet; *h* Zwischenraum zwischen beiden Lamellen oder Rest der Höhle der primitiven Augenblase.

Glaskörper des Menschen.

In Betreff des Menschen sind meine alten Erfahrungen auch jetzt noch die einzig vorliegenden. Bei einem 4 Wochen alten Embryo war an Frontalschnitten (Fig. 403) die Einstülpung der primitiven Augenblase hinter der Linse und der von aussen eindringende Mesodermafortsatz deutlich zu sehen. Dasselbe zeigt auch die Fig. 402, welche den vorderen Abschnitt desselben Auges von der hinteren Seite gesehen zugleich mit der Linse wiedergibt. In beiden Figuren stellt *i* die innere dickere und *a* die äussere dünnere Lamelle der eingestülpten primitiven Blase dar, die an der Augenspalte in einander übergehen. Der Glaskörper *g* erscheint im Umkreise kreisrund, von etwa 0,17 mm Durchmesser und steht durch einen am vorderen Segmente breiteren (von 0,07 mm), am hinteren schmäleren (von 0,03 mm) Stiel *g'*, oder besser durch eine Leiste mit der das Auge von unten her begrenzenden Mesodermalage im Zusammenhang. Im vorderen Segmente drang durch diesen Stiel ein Gefäss in den Glaskörper ein und endete im untern Dritttheile desselben mit einer Schlinge, eine Bildung, die kaum anders, denn als erste Andeutung der Glaskörpergefässe zu deuten ist. Der Glaskörper selbst sah bei schwächeren Vergrösserungen körnig, bei stärkeren wie aus kleinen Zellen zusammengesetzt aus, doch gelangte ich mit Bezug auf letzteren Punct zu keinem ganz sicheren Entscheide. Zur Vervollständigung dieser Erfahrungen können die in der Fig. 404 dargestellten senkrechten Durchschnitte des andern Auges desselben menschlichen Embryo dienen, die, wenn sie auch von Säugethieraugen desselben Stadiums durch die Grösse des Glaskörperraums abweichen und wahrscheinlich etwas verändert sind, doch als die einzigen, die wir vom Menschen haben, von Werth sind und die Hauptverhältnisse deutlich erkennen lassen. Fig. 404 I ist leicht verständlich und zeigt einfach die eingestülpte primitive Augenblase mit Linse und Glaskörper so wie sie erscheinen, wenn der Schnitt neben der Augenspalte und dem Seh-

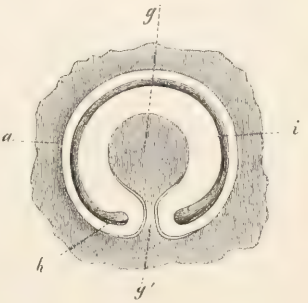


Fig. 403.

Fig. 403. Hintere Hälfte des senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo (desselben Auges das in der Fig. 402 dargestellt ist) bei auffallendem Lichte von vorn betrachtet, 64mal vergr. *a* äussere Lamelle der secundären Augenblase (Pigmentschicht); *i* innere Lamelle derselben (Retina); *g* Glaskörper; *g'* Stiel desselben in der Augenspalte; *h* Rest der Höhle der primitiven Augenblase.

nerven durchgeht. Fig. 404 2 dagegen stellt einen Schnitt mitten durch den Sehnerven und die Augenspalte dar, an welchem somit eine untere Begrenzung der secundären Augenblase fehlt, indem der Glaskörper hier unmittelbar in das mittlere Keimblatt übergeht. Der Sehnerv war an diesem Auge ungemein dickwandig und aufwärts gebogen und mit einer verhältnissmässig weiten Höhlung versehen, nichtsdestoweniger war derselbe schon platt und breit.

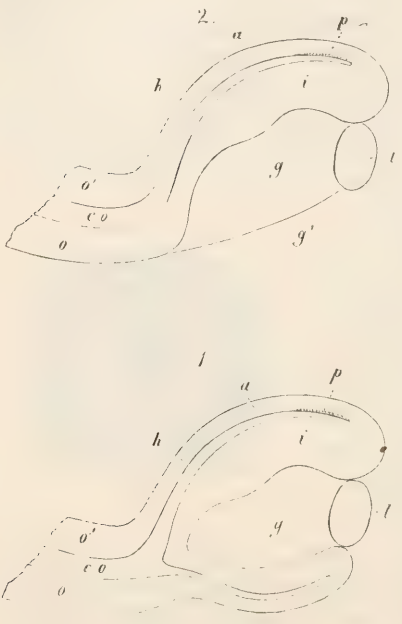


Fig. 404.

Glaskörper der Säuger.

Zu den Säugethieren übergehend, bemerke ich in erster Linie, dass die Entwicklung des Glaskörpers in neuerer Zeit namentlich von Kessler, Lieberkühn und Arnold untersucht worden ist, denen ich einige Beobachtungen am Kaninchenauge anreihen kann. Wir alle stimmen in dem Einen Puncte überein, dass, wie beim Hühnchen und dem Menschen, so auch bei den Säugern die Glaskörperbildung mit der Entstehung einer Einstülpung der primären Augenblase von unten her zusammenfällt, und dass der primitive Glaskörper als eine Erzeugung des mittleren Keimblattes aufzufassen ist. Ebenso herrscht darüber keine Abweichung, 1) dass die Einstülpung und die Einwucherung von Mesoderma nicht nur an der Augenblase selbst, sondern auch am Stiele derselben stattfinden, wie dies Huschke

Fig. 404. Senkrechter Längsschnitt durch das Auge eines vier Wochen alten menschlichen Fötus in zwei Ansichten, die durch verschiedene Einstellung gewonnen wurden. 1. Ansicht der Schnittfläche selbst, die neben dem Eintritte des Sehnerven und der Augenspalte angelegt wurde. 2. Scheinbare Schnittfläche in der Gegend der Augenspalte. *o* untere Wand des platten, aber noch mit einer Höhlung *c o* versehenen *Nervus opticus*, die in 2 mit *i*, der inneren Lamelle der secundären Augenblase oder der Retina in Verbindung steht, in 1 dagegen mit der äusseren Lamelle *a* derselben verbunden erscheint. *o'* obere Wand des Sehnerven; *p* Stelle der äusseren Lamelle der secundären Augenblase, wo die Bildung des schwarzen Pigmentes schon begonnen hat; *l* Linse, deren Höhlung nicht dargestellt ist; *g* Glaskörper; *g'* Stelle wo der Glaskörper durch die Augenspalte mit der in das Auge eindringenden Cutislage zusammenhängt. Vergr. 100.

schon vor vielen Jahren angedeutet hatte (l. i. c. und Lehre von den Eingeweiden S. 732), und wie dies bereits oben im § 42 kurz besprochen worden ist und 2 dass gleichzeitig mit dieser Wucherung des mittleren Keimblattes auch Gefässe in den secundären Augenraum oder in die Augapfelhöhle eintreten, die nichts anderes sind als die *Arteria centralis retinae* und ihr Ast die *Arteria capsularis*. Verschiedene Auffassungen ergeben sich dagegen in Betreff der Natur und Beschaffenheit des Glaskörpers. Während ich schon vor Jahren, namentlich an der Hand der Entwicklungsgeschichte, zu begründen versucht hatte, dass derselbe zu den Bindesubstanzen gehöre, und eine in das Auge eingewucherte Lage subcutanen Gewebes, oder anders ausgedrückt eine Mesodermaschicht sei, welcher Auffassung allgemein auch von Seiten der neueren Embryologen beigepflichtet wurde, hat Kessler die neue Ansicht aufgestellt, derselbe sei nichts als ein Transsudat aus den durch die fötale Augenspalte eindringenden Gefässen, und die spärlichen in ihm vorhandenen Zellen nichts als eingewanderte farblose Blutzellen oder Gefässsprossen.

Ich habe diese neue Auffassung von Kessler mit möglichster Sorgfalt geprüft und will ich gleich von vorn herein bemerken, dass ich die Verhältnisse beim Hühnchen wesentlich ebenso auffasse wie er, auch wenn ich dieselben vielleicht nicht mit denselben Worten bezeichne. Was dagegen die Säugethiere anlangt, so kann ich unmöglich beistimmen, und unterliegt es für mich nicht dem geringsten Zweifel, dass ihr Glaskörper als einfache Bindesubstanz anzusehen ist. Alle Säugethierembryonen, die ich noch darauf untersuchte, vor Allem Schaf, Schwein, Rind und Kaninchen zeigen in ihrem Glaskörper Zellen, die sicherlich nicht einfach farblose Blutzellen sind, sondern durch ihre fixen Ausläufer, ihre mehr weniger ausgesprochene sternförmige Gestalt, ihre häufig zu beobachtenden Anastomosen mit den typischen embryonalen Mesodermazellen übereinstimmen. Diese Zellen, die auch Lieberkühn ebenso auffasst wie ich, als Gefässsprossen deuten, wie Kessler wahrscheinlich vorschlagen wird, geht deshalb nicht, weil dieselben anfänglich ganz bestimmt nicht mit den Gefässen zusammenhängen; und wenn dieselben auch später an der Weiterbildung der Glaskörpergefässe sich betheiligen, so thut dies ihrer ursprünglichen Bedeutung als ächter Mesodermazellen und der Deutung des Glaskörpers als Bindesubstanz keinen Eintrag. Ebenso wenig wird unsere Auffassung der Verhältnisse geändert, wenn sich ergibt, dass der Glaskörper auch Wanderzellen enthält, die aus den Blutgefässen stammen, auf welches Vorkommen Kessler zuerst und mit Recht die Aufmerksamkeit gelenkt hat.

Diesem zufolge betrachte ich den primitiven Glaskörper der Säuger als eine Mesodermawucherung, als ächte embryonale Bindesubstanz,

kann aber in sofern mit Kessler übereinstimmen, als diese Bindesubstanz durch ihre reichliche Gefässentwicklung, durch das Auftreten einer immer grösseren Menge von gallertiger Zwischensubstanz, durch die allmälige Abnahme ihrer typischen zelligen Elemente und durch die Einwanderung von farblosen Blutzellen bald ein eigenthümliches Gepräge annimmt. Will man diese Zwischensubstanz als Transsudat bezeichnen, so steht ja dem nichts im Wege, sollte aber daraus gefolgert werden wollen, dass die *Art. capsularis* und ihre Verästelungen an der Linsenoberfläche nicht von Bindesubstanz getragen werden, so könnte

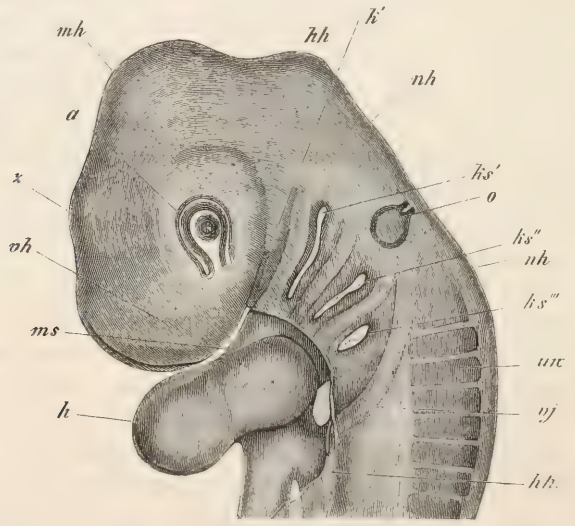


Fig. 405.

ich nicht beistimmen. Von diesen Verhältnissen wird übrigens unten bei der Schilderung der Gefässe der fötalen Linse und des Glaskörpers weiter gehandelt werden und betone ich hier nur noch zur Vermeidung von Missverständnissen, dass meinen Erfahrungen zufolge die fötale Säugethierlinse während und nach ihrer Abschnürung von einer dünnen

Fig. 405. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25mal vergr. *vh* Vorderhirngegend; *z* Zwischenhirngegend; *mh* Mittelhirngegend, Scheitelhöcker; *hh* Hinterhirngegend; *nh* Nachhirngegend, Nackenhöcker; *a* Auge mit Augenspalte, hohler Linse mit noch offener Linsengrube; *o* Ohrbläschen, birnförmig, nach oben noch offen; *ks'*, *ks''*, *ks'''* 1., 2., 3. Kiemenspalte; *m* Gegend der Mundöffnung; *ks'* erster Kiemenbogen (Unterkiefergegend); *uw* Urwirbel; *vj Vena jugularis*; *h* Herz; *hh* Schnittrand der entfernten, das Herz bedeckenden vorderen Halswand (Herzkappe).

Mesodermalage umhüllt ist, und dass diese Lage vom ersten Augenblicke der Bildung des Glaskörpers an mit diesem zusammenhängt.

Glaskörper der Vögel.

Bei den Vögeln sind die morphologischen Verhältnisse bei der Bildung des Glaskörpers dieselben wie bei den Säugethieren und lässt sich, wie man schon seit Schöler weiss, die Einstülpung der primitiven Augenblase auch von aussen am Auge erkennen, welchen Zustand die Fig. 405 vom 3. Tage aus einer Zeit darstellt, in welcher die Linse noch durch ein kleines excentrisch gelegenes Loch nach aussen mündet. Schnitte solcher Augen hat Kessler in reicher Auswahl auf seinen Tafeln I u. III gegeben, die meinen Erfahrungen zufolge die Verhältnisse sehr genau darstellen. Namentlich muss ich auch in einem noch streitigen Puncte Kessler Recht geben, nämlich mit Bezug auf die Frage, ob beim Hühnchen die Augenspalte auch auf den Sehnerven übergehe, die Kessler bejaht, Lieberkühn und Mihalkovics (No. 155 S. 594) verneinen. Auch ich finde, dass beim Hühnchen, obschon dasselbe keine *Arteria centralis retinae* besitzt, der hohle Sehnerv — aber allerdings nur ganz dicht am Auge — von unten eingestülpt wird und gebe zum Belege dessen nebenstehende, freilich für einen andern Zweck angefertigte Figur.

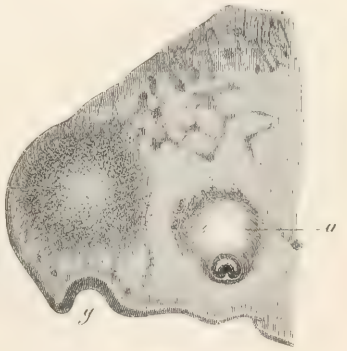


Fig. 406.

Stimmen so Hühnerembryonen und Säugethiere bis zu einem gewissen Puncte überein, so ergeben sich dagegen wichtige Unterschiede dadurch, dass einmal die Linse des Hühnchens bei ihrer Abschnürung keine mesodermatische Umhüllung mitbringt, und somit auch der Glaskörper nur an der Augenspalte mit dem übrigen mittleren Keimblatte zusammenhängt, nicht aber zwischen dem Rande der secundären Augenblase und der Linse. Eine zweite Verschiedenheit ist die, dass der Glaskörper der Vögel, so gut wie zellenlos ist und, sehr vereinzelte, meist rundliche, Lymphkörperchen ähnliche Elemente abgerechnet, nur aus einer amorphen, in Alkohol gerinnenden hellen Gallerte besteht. Kessler ist daher scheinbar ganz im Recht, wenn er denselben als Transsudat bezeichnet, und doch möchte ich auch hier lieber den Ausdruck Bindesub-

Fig. 406. Lateraler Sagittalschnitt des Kopfes eines Hühnerembryo vom 3. Tage. Vergr. 30mal. *g* Geruchsgrübchen; *v* Gegend des seitlichen Theiles des Vorderhirns; *a* Auge, medialster Theil mit dem eingestülpten Sehnerven an der unteren Seite.

stanz angewendet sehen, indem ja unzweifelhaft ist, dass dieses Transsudat von dem ächten Mesodermafortsatze und dessen Gefässen abstammt, der auch bei Vögeln in der Augenspalte sich findet und noch etwas in die secundäre Augenhöhle hineinragt. Das Vermögen structurlose Zwischensubstanzen zu bilden, ist im Bereiche der Gewebe der Bindesubstanzen weit verbreitet und kann es auf ein Mehr oder Weniger nicht ankommen, wenn es sich um die Deutung einer solchen Substanz handelt. — Drittens endlich verdient noch Beachtung, dass der Glaskörper der Vögel niemals von Gefässen durchzogen wird, wie bei den Säugern von der *Arteria capsularis*, wenn auch der in der Augenspalte liegende ächte Mesodermafortsatz in seinem hinteren Abschnitte später zu dem sehr gefässreichen Kamme (Pecten) sich entwickelt.

Glaskörper der niederen Wirbelthiere.

In Betreff des Glaskörpers der niederen Wirbelthiere sind unsere Kenntnisse annoch sehr mangelhaft, doch scheint derselbe nach dem bisher Bekannten eher an den der Vögel sich anzuschliessen, in welcher Beziehung ich auf Kessler verweise (l. i. c. S. 38).

Ich wende mich nun zur Schilderung der Gefässe des Glaskörpers und der Linse, oder den Bildungen, die man bisher als *Tunica vasculosa lentis* bezeichnet hat, welche Gefässe für das menschliche und

Tunica vasculosa lentis.

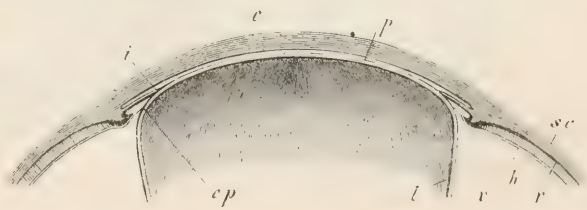


Fig. 407.

Säugethierauge bezeichnend und offenbar für die Bildung des Glaskörpers und der Linse von grosser Wichtigkeit sind. Nehmen wir als Ausgangspunct für die Schilderung der *Tunica vasculosa lentis* eine spätere

Fig. 407. Vorderer Theil des halbirten, $10\frac{1}{2}$ mm grossen Auges eines Kalbsembryo, vergr. *l* structurlose Linsenkapsel; *v* hinterer Theil der gefässhaltigen Kapsel der Linse; *cp Membrana capsulo-pupillaris; p Membrana pupillaris; h M. hyaloidea* und Fortsetzung derselben in die *Zonula Zinnii*, die mit der *M. capsulo-pupillaris* sich vereint. Die hintere Wand des Petit'schen Kanales konnte nicht erhalten werden, und ist daher nicht gezeichnet; *r* Retina; *sc Sclerotica* und *Chorioidea; i* Iris; *c* Cornea ohne Conjunctiva dargestellt. — Alle Zwischenräume zwischen der Linse und ihrer gefässreichen Kapsel, sowie zwischen dieser und der Iris und Cornea und zwischen diesen beiden Theilen selbst sind in natura nicht da und mussten der Deutlichkeit wegen gezeichnet werden.

Zeit, in der alle Theile derselben gut ausgeprägt sind, so finden wir Folgendes. Die grosse und so dicht an der Hornhaut anliegende Linse, dass von einer vorderen Augenkammer eigentlich noch keine Rede sein kann, ist nach aussen von ihrer *Membrana propria* (Fig. 407 *l*) von einer dichten Gefässschicht umschlossen, welche sich eng an die hintere Fläche des Organes anschliesst (*c*), dann am Rande der Linse auf die vordere Fläche umbiegt und zwischen Iris und Linse, die ebenfalls dicht beisammen liegen, bis zum Irisrande nach vorn verläuft (*cp*), woselbst sie mit der Iris zusammenhängt und der Cornea dicht anliegend das Sehloch verschliesst (*p*). Die einzelnen Theile dieser gefässhaltigen Kapsel kamen nur nach und nach den Anatomen zur Beobachtung und erklärt es sich so, dass dieselben unter verschiedenen Namen eingeführt wurden, was zu mehrfachen Missverständnissen Veranlassung gab. Am frühesten (1738 durch Wachendorff) wurde die Haut bekannt, welche das Sehloch schliesst und ist dies die vielbesprochene *Membrana pupillaris* (*p*). Erst viel später wurde dann auch durch J. Müller und Henle (s. des letzteren *Diss. de membrana pupillari. Bonnae* 1832) die Fortsetzung der Pupillarhaut bis zum Rande der Linse (*cp*) oder die sogenannte *Membrana capsulo-pupillaris* genauer untersucht, und ist es namentlich das Verdienst von Henle, nachgewiesen zu haben, dass beide Häute und die längst bekannte Gefässausbreitung an der hinteren Wand die Linse oder die sogenannte *Membrana capsularis* (*c*) zusammengehören und eine besondere gefässreiche fötale Umhüllung der Linse bilden.

Membrana pupillaris.

Membrana capsulo-pupillaris.

Membrana capsularis.

Die Gefässe der *Tunica vasculosa lentis* zeigen folgendes Verhalten:

Die *Arteria centralis retinae* gibt beim Eintritte in den *Bulbus* eine kleine Arterie, die *Art. hyaloidea s. capsularis*, ab, welche in dem sogenannten *Canalis hyaloideus*, der mit der *Area Martegiani* beginnt, durch den Glaskörper gegen die Linse verläuft. Etwas hinter der letzteren und gewöhnlich nicht ganz in der Mitte, sondern der unteren Seite näher, spaltet sich dieselbe pinselförmig in Aeste, welche an der hinteren Wand der Linse hautartig sich ausbreiten. Nach allen Seiten strahlen hier unter spitzwinkligen Theilungen, welche sich vielfach wiederholen, die kleinen Aestchen der *Arteria capsularis* aus, und gehen endlich am Aequator der Linse in eine grosse Menge feiner paralleler Zweigelchen aus (Fig. 408). Verfolgt man diese weiter, so findet sich, dass dieselben um den Rand der Linse herum in den vorderen Theil der Gefässhaut der Linse, d. h. in die *Membrana capsulo-pupillaris* und *pupillaris* übergehen, und hier mit anderen Gefässen, die von der Iris in die Pupillarhaut übergehen, sich vereinen. Von vorn gesehen erscheint das Gefässnetz in folgender Weise. An der Stelle der Pupille bemerkt man eine zarte durchsichtige Membran mit zahlreichen radiären Blutgefässen.

Die feineren unter denselben, deren Zahl überwiegt, sind alle Fortsetzungen der Aeste der *Arteria capsularis*, die gröberen dagegen stammen von den Irisgefässen ab, bilden jedoch mit den anderen überall reichliche Anastomosen, jedoch ohne wirkliche Capillarnetze zu erzeugen, wie Henle richtig bemerkt, wobei die Mitte entweder von Gefässen frei bleibt oder nicht. Manche dieser Irisgefässe der Pupillarhaut tragen sehr bestimmt den Charakter von Venen an sich und ist wohl kaum zu bezweifeln, dass das Blut der *Arteria capsularis* durch die Venen der Iris abfliesst. Doch sind vielleicht auch noch andere Verbindungen der Gefässe der *Tunica vasculosa lentis* da. So beschreibt Henle (l. c. pag. 28 Fig. 5, 6) einen Zusammenhang mit den Gefässen der *Chorioidea* durch eine Gefässausbreitung, die von der Gegend der Anfänge der Ciliarfortsätze auf der *Zonula Zinnii* gegen den Rand der Linse hinzieht. Nach unseren jetzigen Erfahrungen über die Entwicklung des Auges erscheint jedoch eine Durchbrechung der secundären Augenblase durch Chorioidealgefässe als eine Unmöglichkeit und können die von Henle gesehenen Gefässe nur die später zu schildernden oberflächlichen Glaskörpergefässe gewesen sein.

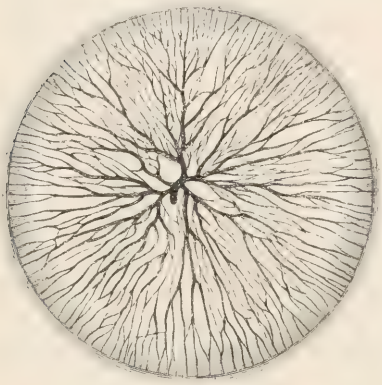


Fig. 408.

Fig. 409.

Die *Arteria capsularis* wird, so viel man weiss, von keinen Venen begleitet und sind das, was Richiardi (l. i. c.) in neuerer Zeit als solche beschrieben und abgebildet hat, wie mir scheint, nichts anderes als die

Fig. 408. Ausbreitung der *Art. hyaloidea* an der hinteren Kapselwand der Linse einer neugeborenen Katze. Nach einer Injection von Thiersch.

Fig. 409. Gefässe des vorderen Abschnitts der gefässreichen Membran der Linse (*M. capsulo-pupillaris et pupillaris*) einer neugeborenen Katze. Nach einer Injection von Thiersch.

oberflächlichen Glaskörpergefässe (s. unten). Diese vermeintlichen Venen von Richiardi, die zu mehreren neben dem Stamme der *Arteria capsularis* liegen, verlaufen nach Richiardi in den mittleren Schichten des Glaskörpers sich theilend gegen den Rand der Linse und münden hier, 20—32 an Zahl, mit den in die *Membrana pupillaris* übergehenden Aesten der *Art. capsularis* zusammen, so dass nicht einzusehen ist, wie dieselben einen venösen Abfluss sollten besorgen können.

Im Uebrigen wird den Venen des Glaskörpers weitere Aufmerksamkeit zu schenken sein, da in neuester Zeit Liebreich neben einer persistirenden *Arteria capsularis* eine kleine um die Arterie geschlungene Vene beobachtet hat (Handb. der Augenheilk. II. S. 99, und Trans. Lond. path. Soc. T. XXII. pg. 220).

Die Gefässe der fötalen Linse werden als in einer besonderen Membran liegend beschrieben und das Ganze auch als selbständige Hülle der Linse aufgefasst, doch entspricht dies für entwickeltere fötale Augen dem wirklichen Sachverhalte nicht. Einmal ist nur bei der *Membrana pupillaris* eine wirkliche Membran als Grundlage der Gefässausbreitung vorhanden und auch mit Leichtigkeit nachzuweisen, wogegen eine *Membrana capsularis* und *capsulo-pupillaris*, welcher letztere Theil übrigens besser nicht als besonderer Theil unterschieden wird, als solche

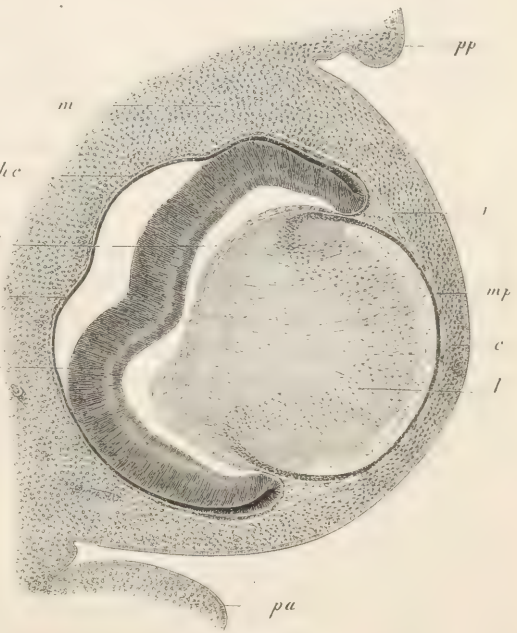


Fig. 410.

Fig. 410. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 23 mm. Vergr. etwa 42mal. *pp* hinteres unteres Augenlid; *pa* Vorderes oberes Augenlid; *m* Mesoderma um das Auge herum noch ohne Differenzirung; *c* Anlage der Hornhaut sammt deren Epithel; *mp Membrana pupillaris*; *i* Irisanlage; *chc* Choriocapillarisanlage; *g* Glaskörper; *p Pigmentum nigrum* oder proximale Lamelle der secundären Augenblase; *r* distale Lamelle derselben, vorwiegend Netzhaut.

nicht existirt und die Gefässe hier einfach von den vordersten Theilen des Glaskörpergewebes getragen werden. Es ist daher in dieser Gegend die sogenannte gefässhaltige Kapsel nichts weniger als eine selbständige Bildung, und da die *Membrana pupillaris* auch mit der Anlage der *Tunica vasculosa oculi* verbunden ist, so ergibt sich hieraus der wirkliche Sachverhalt, dass nämlich der Glaskörper und die Gefässe desselben zur Linse zusammengehören und den hinteren Abschnitt einer gefässhaltigen Umhüllung der Linse bilden, während der vordere Abschnitt dieser Umhüllung oder die *Membrana pupillaris* mit der das ganze Auge umhüllenden Mesodermaschicht verbunden ist. Somit bildet die ganze gefässhaltige Umhüllung der Linse und die *Tunica vasculosa oculi* eine höhere Einheit.

Zum richtigen Verständnisse der gefässreichen Linsenkapsel habe ich nun noch anzuführen, dass dieselbe, bevor die Iris gebildet ist, mit ihrer vorderen Wand ganz genau einerseits der Linse und andererseits der Cornea anliegt. So wie aber die Iris hervorwächst, scheint die Pupillarhaut mehr vom Rande der Iris auszugehen, obschon sie immer noch mit dem Glaskörper zusammenhängt. Nichts destoweniger liegt auch nach dem Hervorsprossen der Iris die *Membrana capsulo-pupillaris* und *pupillaris* der Linse genau an und fehlt eine hintere Augenkammer ganz und gar. Ja es fehlt selbst die vordere Augenkammer beim Fötus bis gegen das Ende der Schwangerschaft, zu welcher Zeit sie ganz langsam sich entwickelt, und liegt daher die Linse auch später dicht an der Cornea, nur durch die Pupillarhaut von ihr getrennt.

Bedeutung der gefässhaltigen Umhüllung.

Die gefässhaltige Umhüllung der Linse hat die Aufmerksamkeit der Anatomen und Aerzte schon lange auf sich gezogen und ist es besonders die Pupillarmembran gewesen, welche das Interesse deshalb erregte, weil sie in gewissen Fällen beim neugeborenen Kinde noch existirt und die sogenannte angeborene Verschliessung der Pupille (*Atresia pupillae congenita*) bewirkt. Die praktische Seite dieser Angelegenheit führte dann zu einer genaueren Untersuchung der Pupillarhaut, sowie überhaupt der ganzen gefässhaltigen Kapsel, in welcher Beziehung noch Folgendes zu sagen ist. Die gefässhaltige Kapsel erhält ihre Gefässe schon im zweiten Monate des Embryonallebens und zeigt dieselben von da an bis zum sechsten und siebenten Monate aufs zierlichste entwickelt. Von da an beginnt der Schwund derselben, und in der *Membrana pupillaris* auch eine Resorption der sie tragenden bindegewebigen Haut, die jedoch, wenn man die Angaben aller Autoren zusammenfasst, an keine ganz bestimmte Zeit gebunden ist, so dass sich nur so viel sagen lässt, dass in der Regel beim Neugeborenen von der ganzen Bildung entweder gar nichts oder nur am Rande der Iris befindliche Reste von

Gefässen sich vorfinden. — Die physiologische Bedeutung der gefässreichen Umhüllung der Linse anlangend, so unterliegt es mir keinem Zweifel, dass dieselbe als eigentliches Ernährungsorgan der Linse anzusehen ist. Es gilt als allgemeine Regel für die höheren Geschöpfe, dass wachsende Theile mehr Blutgefässe besitzen als fertige Theile, und bewahrheitet sich dies beim Embryo aufs bestimmteste an den Knorpeln, den Knochen, der Haut und den Hüllen des centralen Nervensystemes. So sehen wir, dass auch die ihrer Natur nach als Epidermisgebilde nothwendig gefässlose Linse behufs ihres Wachsthums eine grosse Menge von Blutgefässen erhält, die dann später, wenn das Organ eine gewisse Entwicklung erreicht hat und sein rasches Wachsthum aufhört, wieder vergehen. Nach Huschke (Eingeweidelehre St. 786) wiegt die Linse beim sechzehn Wochen alten Kinde 123 mg und beim Erwachsenen nur 67 mg mehr, nämlich 190 mg, woraus hinreichend ersichtlich ist, dass nach der Geburt ihr Wachsthum ein ungemein langsames ist.

Entwicklung der gefässreichen Kapsel.

Die Entwicklung und anatomische Bedeutung der gefässreichen Kapsel der Linse ist bis jetzt noch kaum ins Auge gefasst worden. Nach Schöler (l. c. St. 34) ist die *Membrana pupillaris* und *capsulo-pupillaris* der vordere Theil der *Chorioidea*, die anfänglich das ganze Auge und somit auch die Linse umhüllt, dann aber beim Vogel mit der Bildung der Iris vom *Corpus ciliare* aus schwindet. Bei dieser Aufstellung wird jedoch ganz übersehen, dass der hintere Theil der gefässreichen Linsenkapsel, der in keiner Weise auf die *Chorioidea* zurückgeführt werden kann, mit den vorderen Theilen Eins ist, und ist daher die Hypothese von Schöler von vorne herein als eine ungenügende zu bezeichnen, ganz abgesehen davon, dass es auch für die sogenannte *M. capsulo-pupillaris* unmöglich ist, sie auf die *Chorioidea* zu beziehen. Meiner Ueberzeugung nach muss jede Erklärung der Bildung der gefässreichen Linsenkapsel davon ausgehen, dass dieselbe einen die Linse vollkommen umhüllenden Sack bildet und physiologisch zu derselben gehört, gewissermassen das Ernährungsorgan derselben bildet. Von diesem Standpuncte aus und gestützt auf die Entwicklung der Linse und des Glaskörpers von der äusseren Haut aus habe ich schon vor langer Zeit die Vermuthung ausgesprochen (Mikr. Anat. II. 2 St. 726, Handb. der Gewebel. 3. Aufl. St. 653), dass die gefässreiche Kapsel der Cutis entspreche, welche bei der Bildung der Linse mit einem Theile der Epidermis von der Haut sich ablöse und in das Auge gerathe. Der Glaskörper könne dann als modificirtes subcutanes Bindegewebe aufgefasst werden, womit seine Beschaffenheit bei Embryonen nicht übel stimme. An dieser Aufstellung halte ich auch jetzt noch im Wesentlichen fest, obschon ich nicht verkenne, dass dieselbe nicht nach allen Seiten hinreichend ge-

stützt ist, ja dass selbst gewisse Thatsachen gegen dieselbe zu sprechen scheinen. Die hauptsächlichsten, hier in Betracht kommenden Fragen sind 1) ob bei der Abschnürung der Linse eine Lage Mesoderma mit derselben sich ablöst, und 2) ob die Gefässe der *Tunica vasculosa lentis* in einer bindegewebigen Haut gelegen seien und wie der Glaskörper aufzufassen sei.

Ad 1) stehen sich die Angaben von Kessler einerseits und von mir, Mihalkovics, Lieberkühn, Arnold und W. Müller andererseits entgegen. Ich habe schon vor Jahren (erste Aufl. S. 297) angegeben, dass die eben gebildete Linse eines 4 Wochen alten menschlichen Embryo schon eine besondere äussere Kapsel in Gestalt eines hellen, dicken, aus Zellen gebildeten

Fig. 411.

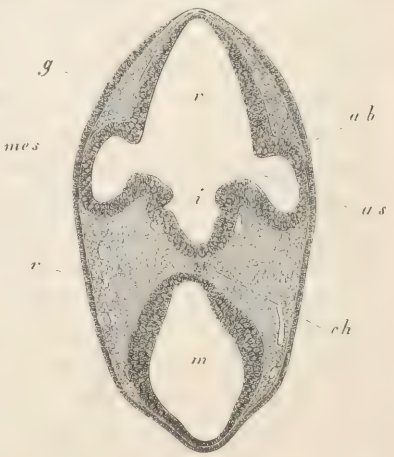


Fig. 412.

Häutchens besitze, welche, da noch keine *Chorioidea* und Faserhaut da war, keine andere Deutung zulasse, als dass dieselbe von der bei der Bildung der Linse mit abgelösten Cutisschicht stamme. Seit dieser Zeit haben dann für die frühesten Stadien des Auges die oben genannten Beobachter beim Rinde, Kaninchen, der Maus, dem Schafe und dem Schweine

Fig. 411. Vordere Hälfte eines senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, von der Schnittfläche aus gesehen, 100mal vergr. *l* Linse mit einer centralen Höhle; *g* Glaskörper durch einen Stiel *g'*, der durch die Augenspalte hindurchdringt, mit der Haut unterhalb des Auges verbunden; *v* Gefässschlinge, die in diesem Stiele in das Innere des Glaskörpers eindringt und hinter der Linse liegt; *i* innere Lamelle der secundären Augenblase oder Retina; *a* äussere Lamelle derselben, die bei *a'* schon Pigment in ihren Zellen enthält und zur Pigmentlage der Chorioidea sich gestaltet; *h* Zwischenraum zwischen beiden Lamellen oder Rest der Höhle der primitiven Augenblase.

Fig. 412. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40 mal. *a b* Augenblasen (0,26 mm Höhe); *a s* Augenblasenstiel (Lumen 83 μ weit); *v* Vorderhirn; *m* Mittelhirn; *i* Infundibulum; *ch* durchschimmernde Chorda; *v* Venen; *g* verdicktes Hornblatt in der Gegend der späteren Geruchsgrübchen; *mes* Mesoderma.

eine Betheiligung des Mesoderma bei der Linsenbildung dargethan, während Kessler sowohl in seiner Dissertation als in seiner grösseren ausgezeichneten Arbeit behauptet und durch zahlreiche Abbildungen belegt, dass zur Zeit, wo die Linse sich bilde, beim Hunde, beim Schafe und der Maus keine Schicht mittleren Keimblattes zwischen der Linsenanlage und der primären Augenblase sich finde (l. i. c. Figg. 65—67, 81—83).

Meine Erfahrungen nach dieser Seite sind folgende: Wie ich schon an der Hand der Fig. 412 auf S. 299 dargethan, ist es unzweifelhaft, dass beim Kaninchen vor der Bildung der Linsenanlage eine dünne Schicht Mesoderma vor der primitiven Augenblase liegt, welche vor mir bereits Mihalkovics beschrieben und abgebildet hatte. Da nun Kessler bei andern Säugern eine solche Lage nicht fand, so erhebt sich die Frage, ob in dieser Beziehung Verschiedenheiten bei verschiedenen Säugern vorliegen, oder ob vielleicht Beobachtungsmängel die abweichenden Angaben erklären. Es könnte möglicherweise von Mihalkovics und mir ein Stadium übersehen worden sein, in welchem die primitive Augenblase vor der Linsenbildung das zwischen ihr und dem Ectoderma gelegene Mesoderma wirklich verdrängt hat, auf der anderen Seite ist es aber auch gedenkbar, dass von Kessler eine dünne Mesodermalage nicht beachtet worden ist. Eine endgültige Entscheidung vermag ich in dieser letzten Beziehung nicht zu geben, da ich nur das Kaninchen untersucht habe, was jedoch dieses Geschöpf anlangt, so glaube ich jeden Irrthum als ausgeschlossen erklären zu dürfen. Ich habe nämlich nicht nur vor der Linsenbildung, sondern ebenso wie Mihalkovics auch während der Entstehung der letzteren die Linse stets von einer Mesodermalage umgeben gefunden, deren specielle Verhältnisse jedoch so sich gestalten, dass ein Uebersehen derselben nicht nur nicht zu den Unmöglichkeiten gehört, sondern sogar sehr leicht ist. Im Einzelnen gestalten sich die Thatsachen folgendermassen (Fig. 413).

Zur Zeit, wo die Linsengrube und Ectodermaverdickung beim Kaninchen sichtbar wird, d. h. am 11. Tage des Fötallebens, ist die Mesodermalage zwischen Augenblase und Linsenanlage so dünn, dass sie stellenweise nur als einfache Linie erscheint und nur da eine messbare Dicke besitzt, wo Kerne in derselben sich finden. Da jedoch diese nicht zahlreich sind, so sieht man niemals an einem Schnitte die Mesodermalage hinter der Linse in ihrer ganzen Ausdehnung als eine deutlich abgegrenzte Lage und gewinnt es stellenweise den Anschein, als ob Augenblase und Linse sich berührten. Genau ebenso bleiben auch die Verhältnisse, sobald die Linse sich mehr abschnürt, mit dem Unterschiede jedoch, dass die von nun an eintretende Glaskörperbildung die Erscheinung einer im Grunde der secundären Blase überaus deutlichen Meso-

dermaschicht hinter der Linse bedingt. Die Fig. 413 ist geeignet diese Verhältnisse besser zu versinnlichen als alle Beschreibungen und bemerke ich zur Erläuterung, dass die ganz deutliche aber noch dünne Glaskörperanlage *g* zwischen der Linsenanlage und der distalen Lamelle der secundären Blase als dünne Schicht nach vorn sich erstreckt und mit dem Mesoderma *m* am Rande der secundären Blase unmittelbar zusammenhängt. Diese Schicht ist so zart, dass dieselbe nur da, wo sie Kerne enthält, wie bei *m''* ganz deutlich wird und an den übrigen Stellen meist Linse und Augenblase sich zu berühren scheinen, so dass man sehr leicht auf den Gedanken kommen kann, es fehle hier jede Zwischenschicht.

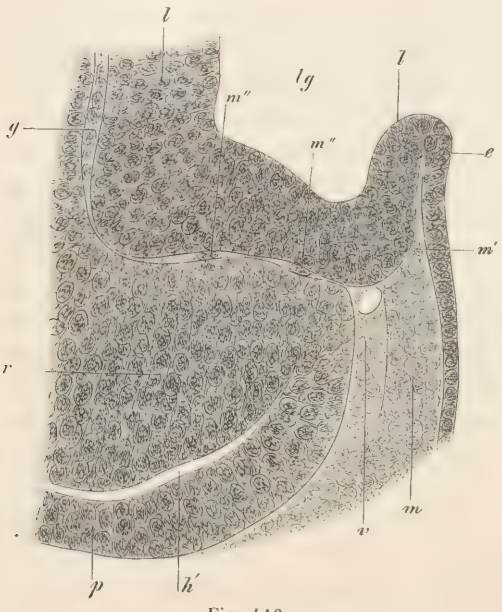


Fig. 413.

Besondere Beachtung verdient auch die Stelle, wo die Abschnürung der Linsenkapsel sich vorbereitet. Hier wächst das Mesoderma in die Falte zwischen dem Hornblatte *e* und dem Anfange der Linsenwand *l* hinein, so jedoch, dass die letzten Kerne bei *m'* am Eingange der betreffenden Spalte sich finden und weiter medianwärts in derselben nur eine helle Lage sichtbar wird, von der es unmöglich ist zu sagen, ob dieselbe von einer dünnen Membran gebildet wird oder nicht. Je mehr die Linse sich abschnürt, um so mehr rückt diese Mesodermalage vor und am Ende findet man nach eben vollendeter Abschnürung eine zarte Mesodermalage vor der Linse, die in der Mitte am allerdünnsten ist und

Fig. 413. Ein Theil der Fig. 394, 275mal vergr. *p* proximale Lamelle der secundären Augenblase; *r* distale Lamelle derselben, wesentlich Retina; *g* Glaskörper; *m* Mesoderma am vorderen Rande der secundären Augenblase; *v* hier befindliches Ringgefäss; *m'' m''* Mesodermalage mit Kernen, die die äussere Mesodermalage zwischen Linsenanlage und secundärer Augenblase auch mit dem Glaskörper verbindet; *m'* Mesodermalage mit Kernen, die in die Abschnürungsfalte zwischen Linse *l* und Ectoderma *e* sich hineinzieht; *lg* Linsengrube.

keine Kerne enthält, während solche mehr peripherisch vorhanden sind (S. Fig. 413). Offenbar muss im letzten Stadium der Trennung von Linsenblase und Ectoderma ein Zustand vorhanden sein, in dem während einer kurzen Zeit die geschlossene Linsenblase am distalen Pole noch nicht vom Mesoderma bedeckt ist und noch mit dem Ectoderma zusammenhängt und ist von diesem Gesichtspunkte aus die ganze vor der Linse gelegene Mesodermalage als eine secundäre Bildung anzusehen, die erst im Zusammenhange mit der Linsenabschnürung entsteht. Die so gebildete Lage ist nichts anderes als die erste Anlage der Pupillarhaut, und in der Gegend des Randes der secundären Augenblase auch der Cornea und Iris, wie wir dies später sehen werden.

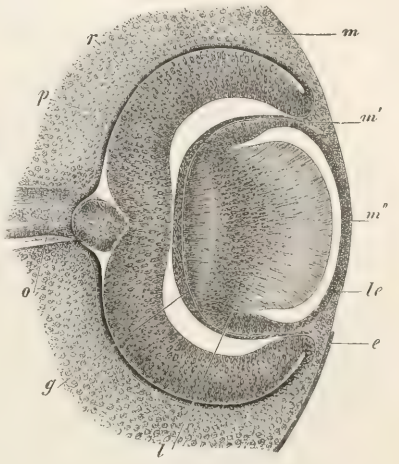


Fig. 414.

Ad 2). Fragen wir nun zweitens, nachdem wir wissen, dass die Linse in sehr früher Zeit unmittelbar nach ihrer Abschnürung rings herum von einer Mesodermalage umgeben ist (Fig. 414), nach den Beziehungen dieser Lage zur gefässhaltigen Kapsel und zum Glaskörper, so ergibt sich folgendes.

Die Mesodermaschicht, die wir als Glaskörperanlage bezeichnen und die von der Linse mitgenommene Lage bilden ein zusammenhängendes Blatt, das genau die eigenthümliche Becherform der secundären Augenblase wiederholt, am Aequator der Linse mit der vor der Linse befindlichen und an der Aussenfläche das Auge umhüllenden Mesodermaschicht in Verbindung steht und ausserdem auch an der unteren Seite des Auges, an der sogenannten Augenspalte, mit derselben sich vereint. Sieht man von diesen Verbindungen ab, so kann man auch sagen, es

Fig. 414. Horizontalschnitt durch das (im Aequator 0,79 mm messende) Auge eines Kaninchens von 14 Tagen Vergr. circa 62mal. *o* Opticus mit dem scheinbaren Querschnitte seiner oberen Wand an der Zutrittstelle zur Netzhaut; *p Pigmentum nigrum;* *r* Retina; *m* Mesoderma neben der secundären Augenblase; *m'* Mesoderma zwischen Linse und Rand der secundären Blase in das Innere des *Bulbus* sich hinein erstreckend; *m''* Mesodermalage vor der Linse; *l* Linse; *le* vordere Wand der Linsenblase oder Linsenkapselepithel; *e* Epithel, welches die ganze Augenanlage bedeckt; *g* Glaskörper. Die Lücke zwischen Glaskörper und Retina ist Kunstproduct und vor Allem durch Schrumpfen des Glaskörpers entstanden.

bilde die Glaskörperanlage und das mit der Linse sich abschnürende Mesoderma eine besondere Kapsel um die Linse und diese Auffassung ist auch in der That für die Säugethiere vollkommen begründet, indem bei ihnen anfänglich noch kein ächter Glaskörper, sondern nur eine zusammenhängende gefässhaltige Hülle um die Linse sich vorfindet, welche nichts anderes als die oben geschilderte *Tunica vasculosa lentis* ist.

Zur Begründung dieser Aufstellung, welche den Glaskörper und den hinteren Theil der gefässhaltigen Linsenkapsel (die sog. *Membrana capsularis*) als eine einheitliche zusammengehörige Bildung erklärt, diene folgendes. Beim Menschen und bei den Säugethieren beginnt die Glaskörperbildung mit dem Hereinwuchern einer Lage ächten zelligen Mesodermas, wie dasselbe überall um die Augenanlage herum gefunden wird und gleichzeitig entwickeln sich auch Gefässe in dieser Schicht. Bald wuchern diese von der *Arteria centralis retinae* abstammenden Gefässe stärker und entwickelt sich rasch ein die ganze hintere Hälfte der Linse umfassendes Gefässnetz, womit dann die Anlage der *Membrana capsularis* gegeben ist (Fig. 415 *g*). Am Rande der secundären Augenblase gehen die Gefässe der Capsularhaut in die die Linse vorn bedeckende Mesodermaschicht über, und geben so zur Entstehung der Pupillarhaut als vorderer Ergänzung der gefässhaltigen Linsenkapsel Veranlassung

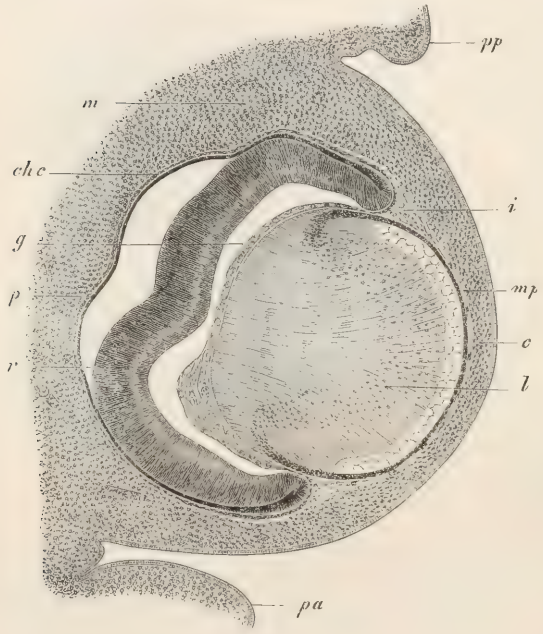


Fig. 415.

Fig. 415. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 23 mm. Vergr. etwa 42mal. *pp* hinteres unteres Augenlid; *pa* Vorderes oberes Augenlid; *m* Mesoderma um das Auge herum noch ohne Differenzirung; *c* Anlage der Hornhaut sammt deren Epithel; *mp Membrana pupillaris; i* Irisanlage; *chc* Choriocapillarisanlage; *g* Glaskörper; *p Pigmentum nigrum* oder proximale Lamelle der secundären Augenblase; *r* distale Lamelle derselben, vorwiegend Netzhaut.

(Fig. 415 *mp*). Gleichzeitig entwickeln sich aber auch Gefässe an der äusseren Fläche der secundären Augenblase, welche am Rande derselben mit denen der Pupillarhaut sich verbinden und mit der sie tragenden Mesodermschicht die erste Anlage der Aderhaut und Iris darstellen (Fig. 415 *ch c, i*). Diesem Verhalten zufolge, das die bekannte Figur 32 von Lieberkühn, Kessler's Fig. 68 und 69 und meine Fig. 414, 415 darstellen, könnte man auch sagen, es sei um diese Zeit die secundäre Augenblase sammt der Linse von einer äusseren gefässhaltigen Hülle umgeben, welche am Aequator der Linse ein Blatt in das Auge hinein zwischen Linse und Anlage der Netzhaut (dem vorderen Blatte der secundären Blase) abgebe.

Mit dieser Behauptung wird allerdings die gefässhaltige Linsenkapsel ihrer bisher behaupteten Selbständigkeit beraubt und mit Recht, denn nach den Kenntnissen, die wir jetzt über das Auge haben, ist dieselbe nur als Theil eines umfassenden, der Ernährung und dem Wachsthume des embryonalen Auges dienenden Apparates anzusehen, wenn auch der Name aus Bequemlichkeitsrücksichten beibehalten werden kann.

Wir kehren nun zum ebengebildeten Glaskörper oder zur primitiven *Membrana capsularis* zurück, der, wie wir oben sahen, anfangs nichts als eine dünne gefässhaltige Haut darstellt, die als eine Lage embryonaler Bindesubstanz mit Gefässnetzen anzusehen ist.

In weiterer Entwicklung wuchern die Gefässe dieser Schicht immer weiter, während zugleich auch die Zwischensubstanz des sie tragenden Gewebes zunimmt, und bilden sich dieselben schliesslich in die oben geschilderten, an der hinteren Seite der Linsenkapsel sich ausbreitenden Gefässe um, indem sie wie in eine Ebene sich zusammendrängen und dann auch von einem längeren, mitten durch den Glaskörper verlaufenden Stämmchen, der *Arteria capsularis*, versorgt werden.

Ausser diesen Gefässen entwickelt nun aber der Glaskörper bei gewissen Säugern (Katze, Hund, Rind, Schaf, Kaninchen) und beim Menschen gleichzeitig mit den Linsengefässen noch eine Gefässausbreitung, die ich in der ersten Auflage dieses Werkes als »gefässhaltige Kapsel des Glaskörpers« bezeichnete. Diese längst bekannten Gefässe liegen in den oberflächlichsten Lagen des Glaskörpers und stammen vom Anfange der *Arteria capsularis*, oder wenn man will, von der *Arteria centralis retinae* gleich nach ihrem Eintritte aus dem Opticus in den Glaskörper, wobei jedoch zu bemerken ist, dass dieses Gefäss um diese Zeit gar keine Aeste an die Netzhaut und den Opticus abgibt. Indem nun diese eigentlichen Glaskörpergefässe (*Vasa hyaloidea propria*) in den äussersten Lagen des Glaskörpers vor der *Limitans*

retinae (siehe unten) nach vorn ziehen, bilden sie ein anfangs lockeres, später immer dichteres Maschennetz und enden vorn in der Gegend des Aequators der Linse oder der späteren *Zonula Zinnii* in Verbindung mit den Linsenkapselgefässen (der Ausbreitung der *Art. capsularis*), mit

Fig. 416.

denen sie auch weiter hinten hie und da durch Gefässe, die den Glaskörper durchsetzen, anastomosiren. Der sogenannte *Circulus arteriosus Mascagnii*, der bei älteren Embryonen in der *Zonula Zinnii* sich findet

Fig. 416. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindembryo von 3,5 cm. Vergr. etwa 30mal. *o* Opticus (die Punkte und Striche bedeuten die Kerne der Stützsubstanz); *ha Vasa hyaloidea anteriora s. capsularia; hp Vasa hyaloidea propria s. posteriora; p Pigmentum nigrum; r* Retina mit der Ausbreitung des Opticus an ihrer innern Oberfläche; *m Musculi recti; scl Sclera; lc* Anlage einer Thränendrüse; *pp* hintere Augenlidcommissur; *pa* vordere Augenlidcommissur: *nl Canaliculus lacrymalis*; *mp Membrana pupillaris; i* Iris, *c* Cornea tiefe Lage (sclerale Schicht); *c'* Cornea oberflächliche cutane Lage mit dem Epithel. Die Falte einwärts der *Commissura medialis* der Lider ist die *Plica semilunaris* (*Membrana nictitans*).

(S. *Mascagni Prodromo* Tab. XIV, Fr. Arnold Auge Taf. II Fig. 6, Werneck in Ammon's Zeitschr. Bd. IV Taf. 1, Berres, Anat. der mikr. Geb. Taf. XIV Fig. 5) ist eine weitere Entwicklung der eben geschilderten früheren Anastomosen und hängt ebenfalls mit den Verästelungen der *Arteria capsularis* zusammen.

Aus diesen Glaskörpergefässen, die bei älteren Embryonen wie in einer besonderen, den Glaskörper umgebenden Haut ihre Lage haben und ein immer dichteres Maschennetz bilden, entwickeln sich später die Retinagefässe, doch ist der genauere Vorgang bei der Bildung derselben immer noch unerforscht. Heinrich Müller, dessen Verdienst es ist, zuerst angegeben zu haben, dass die Gefässe der Netzhaut von aussen in dieselbe sich hineinbilden, nimmt keine eigentlichen Glaskörpergefässe an, sondern bezeichnet das, was ich so nenne, als Retinalgefässe (Würzb. naturw. Zeitschr. II S. 222 und Ges. Abh. I. S. 141) und lässt sich für spätere Zeiten allerdings diese Bezeichnung rechtfertigen. Fasst man jedoch die erste Entstehung dieser Gefässe ins Auge, erwägt man, dass dieselben anfänglich unzweifelhaft im Glaskörper vor der *Limitans retinae* liegen (Fig. 446), so ergibt sich, dass dieselben unmöglich von Anfang an der Netzhaut zugetheilt werden können. Ganz unzweifelhaft ist, dass diese Gefässe später ganz an die Oberfläche des Glaskörpers treten, was dagegen ihre Umbildung in die Netzhautgefässe betrifft, so wage ich nicht, eine ganz bestimmte Meinung zu äussern. Am wahrscheinlichsten ist es mir, dass während die Stämme der Retinalgefässe von der *Arteria centralis* aus neu sich bilden, auch von den Glaskörpergefässen aus Ausläufer in die Netzhaut eindringen und mit jenen sich vereinigen, während die Hauptmasse der fötalen Glaskörpergefässe vergeht, doch ist es auch gedenkbar, dass die Retinagefässe ganz und gar eine neue Bildung sind und die Glaskörpergefässe später vergehen. Dagegen erscheint es mir unmöglich anzunehmen, dass die Glaskörpergefässe unmittelbar als solche in Retinagefässe sich umwandeln, denn wie sollten diese an der innern Oberfläche der Netzhaut liegenden Ausbreitungen in das Innere derselben hineingelangen?

Die eben besprochenen fötalen Glaskörper- und Netzhautgefässe sind in ihrem speciellen Verhalten nicht nur mit Rücksicht auf ihre etwaige Umbildung in einander, sondern auch in Hinsicht auf die Dauer der ersteren und die Zeit des Auftretens der letzteren, dann mit Rücksicht auf die Frage, ob denselben auch Venen entsprechen, was ich für spätere Zeiten für wahrscheinlich halte, beim Menschen und in der Thierreihe noch wenig verfolgt. Von den Säugern wissen wir durch H. Müller, dass der Hase, das Kaninchen, das Pferd und die Gürtelthiere, auch das Meerschweinchen (Leber) in der Netzhaut nur in der nächsten

Nähe des Sehnerveneintrittes Blutgefässe haben und wird es daher wahrscheinlich, dass auch bei den Embryonen dieser Thiere die fötalen Glaskörpergefässe nicht in derselben Ausbreitung vorkommen, wie beim Menschen, der Katze u. a. Doch lässt sich, was wohl zu beachten ist, aus dem Verhalten der Gefässe der Netzhaut bei erwachsenen Geschöpfen noch kein Schluss auf dasjenige der Gefässe bei Embryonen ableiten. Beweis dessen ist, dass, obschon die Netzhaut aller niederen Wirbelthiere von den Vögeln an abwärts gefässlos ist (H. Müller, Hyrtl), doch bei Fischen nach älteren Angaben von Zinn, Haller, Home (auch W. Krause beschreibt beim Aal Retinagefässe [*Membr. fenestrata* S. 28]), bei Fröschen, Kröten und Schlangen nach Hyrtl (Oesterr. Jahrb. B. 15 1838 S. 379) selbst bei ausgebildeten Thieren an der Aussenseite des Glaskörpers eine Gefässausbreitung vorhanden ist, die man nicht anders, denn als Glaskörpergefässe bezeichnen kann. Diese Thatsache beweist zugleich auch die Richtigkeit meiner Auffassung der bei Säugethierembryonen in den Aussenschichten des Glaskörpers vorhandenen Gefässe und erweckt die Vermuthung, dass dieselben als ein Erbstück von Seiten der niederen Wirbelthiere allen Säugern zukommen, die Retinagefässe dagegen eine entwickeltere, nur den obersten Stufen zukommende Bildung darstellen.

Dem Gesagten zufolge entwickelt sich der Glaskörper der Säuger zwischen zwei Gefässlagen und wird es wohl erlaubt sein, die hintere Lage oder die eigentlichen Glaskörpergefässe mit der Ausbildung desselben in Zusammenhang zu bringen; doch scheinen mir die *Vasa hyaloidea propria* vor Allem eine Beziehung zur Ausbildung der Netzhaut zu haben, und will ich hier noch besonders darauf aufmerksam machen, dass das ganze centrale Nervensystem von Säugern und Vögeln bei jungen Embryonen von einer ganz dünnen Gefässhaut umgeben ist, die in einfacher Schicht ein ungemein reiches Netz von Capillaren trägt. In ähnlicher Weise ist die secundäre Augenblase aussen von der sehr früh auftretenden *Choriocapillaris* und innen von der Ausbreitung der Glaskörpergefässe überzogen und unterliegt es mir keinem Zweifel, dass hier wie dort in diesen Gefässhäuten die Hauptfactoren für das Wachsthum der betreffenden Organe zu suchen sind.

Was von der primitiven hinteren Wand der gefässhaltigen Linsenkapsel gilt, dass dieselbe eine Mesodermaschicht sei und in einer Grundlage einfacher Bindesubstanz ihre Gefässe trage, das gilt auch von der *Membrana pupillaris* mit dem Bemerken jedoch, dass zellige Elemente in dieser sehr dünnen Haut allerdings spärlich sind, so dass in Durchschnitten dieser Haut oft gar keine und immer nur wenige solcher

Elemente sich finden. Ausserdem hebe ich noch besonders hervor, dass diese Haut als Membran und nicht als einfache Gefässausbreitung lange vor der Zeit vorhanden ist, in der die Cornea und Iris sammt der vorderen Augenkammer sich ausbilden und dass es daher unmöglich ist, mit Kessler ihre häutige Grundlage einzig und allein vom Irisendothel abzuleiten, welches auf die Gefässausbreitung der *Membrana pupillaris* sich fortsetze.

Der Glaskörper zeigt schon in früher Zeit, da wo er an die Netzhaut angrenzt, eine zarte Begrenzungslinie, von der es anfänglich schwer ist zu sagen, ob sie der Ausdruck einer besonderen Haut ist oder nicht. Bei etwas älteren Embryonen kann dagegen die Existenz eines besonderen zarten Häutchens zwischen *Corpus vitreum* und Retina nicht bezweifelt werden, indem dasselbe häufig genug bei Trennungen des Glaskörpers von der Retina theilweise oder auf grossen Strecken sich ablöst, dann meist auf den Glaskörper übergeht und wie eine besondere Begrenzung desselben darstellt. Dieses Häutchen gehört, wie ich mit Bestimmtheit sagen zu dürfen glaube, der Netzhaut an, denn es geht dasselbe vorn nicht auf dem Glaskörper weiter und hinter der Linse auf die tellerförmige Grube über, vielmehr setzt sich dasselbe um den Rand der secundären Augenblase herum auf die Pigmentschicht fort, wo dasselbe jedoch nicht für sich darstellbar ist, mithin entweder sehr zart wird, wofür die scharfe äussere Begrenzung des *Pigmentum nigrum* spricht, oder fehlt. Rechnet man dieses Häutchen, das ich *Limitans interna primitiva* heisse, zur Netzhaut, wie Kessler und ich, so besitzt der fötale Glaskörper anfänglich keine Begrenzungshaut. Eine solche bekommt derselbe erst von der Zeit der Ausbildung der *Zonula Zinnii* und der Ablösung und dem Verschwinden der *Vasa hyaloidea propria* an und ist dies die eigentliche *Hyaloidea*. Beim Menschen entwickelt sich diese Haut schon vor der Geburt, während die *Limitans primitiva retinae* allem Anscheine nach zu einer bleibenden Begrenzung der Retina wird und zur zarten structurlosen Membran sich gestaltet, mit welcher die Enden der Radialfasern sich verbinden und die auch auf die *Pars ciliaris retinae* und das Irispigment übergeht (M. vergl. C. Faber, der Bau der Iris, Leipzig 1876, der die Glashaut der Aderhaut auf die Iris übergehen lässt, und auch an der freien Oberfläche des Pigmentes eine Grenzmembran annimmt).

Zonula Zinnii.

In Betreff der Entwicklung der *Zonula Zinnii* verdanken wir Lieberkühn die ersten genaueren Angaben, denen zufolge die Zonulafasern schon in Augen auftreten, die noch nicht die Hälfte der Grösse derer des neugeborenen Thieres erreicht haben und um diese Zeit bereits in definitiver Gestalt zu erkennen sind. Der Rand der Linsenkapsel

erscheint an solchen Augen umgeben von Gefässen, welche von der hintern auf die vordere Fläche übergehen. An den Stellen, wo die *Processus ciliares* nebst der *Pars ciliaris retinae* vollständig entfernt sind, sieht man in den Meridianen Büschel feiner Fasern, welche den Thälern zwischen den Ciliarfortsätzen entsprechen und diese ausfüllen; aber auch zwischen diesen Büscheln ziehen in dünner Lage ebensolche feingestreifte Massen hin und würden diese auf den Höhen der Ciliarfortsätze gelegen haben. Im Innern des gestreiften Gewebes liegen zahlreiche Zellkörper, wie sie sonst im embryonalen Glaskörper späterer Zeit vorkommen. Bei oberflächlicher Einstellung sieht man nun die Streifen auf die vordere Linsenkapselfläche zugleich mit den Gefässen hinziehen, bei tieferer hingegen nimmt man wahr, wie ein grosser Theil derselben auch auf die hintere Fläche der Kapsel sich begibt, welche in eine homogene Substanz eingebettet sind. Rückwärts endlich lassen sich die Zonulafasern verfolgen bis in den Bereich der embryonalen Netzhautgefässe an der Oberfläche des Glaskörpers.

Mit diesen Angaben Lieberkühn's stimmen meine Erfahrungen ganz überein und füge ich noch bei, dass ich beim Menschen die ersten Spuren der *Zonula* im 4. Monate (14. Woche) auffand, zu einer Zeit, in welcher die *Corona ciliaris* schon ganz hübsch ausgebildet war, in Form einer feinen Faserung zwischen der *Limitans* und den Linsenkapselgefässen, die nicht sicher bis zur Linsenkapsel zu verfolgen war. Bei Neugeborenen habe ich auch in der Aequatorial-Zone des Auges in der jetzt deutlichen *Membrana hyaloidea* Fasern beobachtet, die selbst im scheinbaren Durchschnitte der Haut wahrzunehmen waren. Ich betrachte die Zonulafasern als im Glaskörper und in der Glashaut durch histologische Differenzirung entstandene Elemente.

Arnold lässt die *Zonula* viel früher sich bilden als Lieberkühn, zu einer Zeit, wo die Ciliarfortsätze und die Iris noch kaum in der ersten Anlage vorhanden waren (S. l. c. Fig. 11), eine Angabe, von deren Richtigkeit ich bisanhin mir keine Ueberzeugung zu verschaffen vermochte.

Wenn Kessler gegen die Existenz einer *Membrana capsularis* im althergebrachten Sinne sich ausspricht, so ist er vollkommen im Rechte, denn in der That wird die Ausbreitung der *Art. capsularis* an der hinteren Wand der Linsenkapsel von keiner besonderen Haut getragen, vielmehr verlaufen diese Gefässe einfach in der gallertigen Glaskörpersubstanz. Betrachtet man dagegen den primitiven Glaskörper in toto als Träger der hinteren Linsengefässe, wie ich es in diesem § gethan, welche Auffassung eng an die von Lieberkühn und J. Arnold sich anschliesst, so lässt sich die gefässhaltige Hülle der Linse auch ferner aufrecht erhalten, wenn auch zugegeben werden muss, dass der

hintere Abschnitt derselben von dem Zeitpuncte an, wo die Glaskörpergallerte reichlicher sich ausscheidet, ein eigenthümliches Gepräge und eine neue Function, nämlich die einer Ausfüllungsmasse erlangt.

Was die *Membrana capsulo-pupillaris* anlangt, so halte ich es für besser, diesen Namen ganz fallen zu lassen. Auf jeden Fall kann, so lange die Iris nicht da ist, von einem solchen Abschnitte keine Rede sein, aber auch in späteren Zeiten ist es einfacher an der gefässhaltigen Umhüllung der Linse nur zwei Theile anzunehmen, einen vorderen, die *Membrana pupillaris*, welche am jeweiligen Rande der secundären Augenblase beginnt, da wo die äussere Mesodermahülle des Auges mit der gefässhaltigen Linsenkapsel verbunden ist und einen hinteren Abschnitt, den primitiven Glaskörper oder die späteren vorderen von der *Art. hyaloidea* versorgten Theile dieses Organes.

In Betreff der structurlosen Häute im Auge wird noch lange keine Uebereinstimmung zu erzielen sein, und sind zwei scharf getrennte Möglichkeiten zu unterscheiden.

Nach der einen, die Kessler wenigstens theilweise vertritt, lassen sich alle diese Lagen (*Limitans*, *Hyaloidea*, Linsenkapsel, Descemet'sche Haut, *Elastica chorioideae, Elastica anterior corneae*) als Cuticularbildungen ansehen, die von den betreffenden Zellenlagen der secundären Augenblase, der Linsenblase und des äusseren Epithels geliefert werden, wogegen die andere Möglichkeit, die die Mehrzahl der neueren Autoren, vor Allem Lieberkühn, vertheidigen, die ist, dass diese Häute Alle Grenzschichten des Mesoderma darstellen und von diesem abstammen, m. a. W. sogenannte *Basement membranes* sind. Für und wider jede dieser Anschauungen sind theoretische Gründe und Thatsachen vorgebracht worden. In ersterer Beziehung hat man namentlich betont, dass Cuticularbildungen, oder Zellenausscheidungen niemals an den angewachsenen Flächen von Epithelialbildungen vorkommen, wie dies beim Auge überall angenommen werden müsste, allein mit ebenso viel Recht liesse sich ja umgekehrt behaupten, dass die Entstehung einer solchen Lage aus dem mittleren Keimblatte auch noch nirgends bewiesen sei und ist von vorn herein klar, dass man auf diesem Wege zu keinem Ziele kommt, da die Möglichkeit beider Vorgänge nicht zu läugnen ist. Halten wir uns daher in erster Linie an Thatsachen und da finden wir folgende als bedeutungsvoll:

1) Die *Limitans primitiva retinae* geht vorn nicht auf den Glaskörper, sondern um den Rand der secundären Augenblase herum auf die Pigmentschicht über, dagegen entwickelt sich später eine besondere äussere Glashaut.

Die erste Thatsache wäre für sich allein kein Grund, gegen die Auffassung dieser *Limitans* als Mesoderma-Grenzschicht, denn man könnte ja annehmen, dass der Glaskörper und der mit ihm in Verbindung stehende Theil des Mesoderma, der die Iris und die Chorioidea liefert, an der einen Seite die *Limitans* und *Elastica chorioideae*, anderseits, wenigstens bei Säugern, im Zusammenhange mit der Pupillarhaut, die Linsenkapsel anbildet. Wenn aber, wie ich annehmen zu müssen glaube, später an der hinteren Begrenzung des *Corpus vitreum* ausser der *Limitans* noch eine Begrenzung, meine *Hyaloidea*, auftritt, so ist doch kaum eine andere Auffassung möglich, als dass die eine Lage eine mesodermatische, die andere eine ectodermatische Bildung sei.

2) Die Linse der Vögel entwickelt eine geschlossene structurlose Kapsel, obgleich sie anfangs vorn keine Mesodermaumhüllung besitzt.

Der Werth dieser Thatsache ist bereits oben gewürdigt worden, doch haben wir auch gesehen, dass dieselbe nicht unbestritten ist.

3) Die *Lamina elastica posterior corneae* entwickelt sich zwischen zwei Mesodermaschichten.

Diese unbestreitbare Thatsache ist vielleicht der beste Beweis für die Annahme, dass das mittlere Keimblatt Glashäute zu liefern im Stande ist, immerhin könnte man sagen, dass auch hier die Endothelzellen der Cornea die wesentlichen Factoren sind.

4) Bei Vögeln soll die *Limitans retinae* den Pecten überziehen, der doch keinen Ueberzug von der Retina besitzt, eine Thatsache, deren Gewicht zu entkräften Kessler nicht gelungen ist.

Erwägt man diese verschiedenen Thatsachen, so ergibt sich, dass auch von dieser Seite für einmal noch keine volle Entscheidung sich erzielen lässt, und ist ausser der Bedeutung der Descemet'schen Haut für einmal nirgends die eine oder die andere Auffassung ganz gesichert.

In einer Mittheilung aus dem vorigen Jahre spricht Löwe von Spaltbildungen im fötalen Glaskörper, auf welche ich hiermit verweise mit der Bemerkung, dass meine bisherigen Erfahrungen mir keine Veranlassung geben, solche Spaltbildungen anzunehmen.

Nach Lieberkühn (Marb. Ber. 1877 No. 8) ist der Kanal, der die *Vasa centralia* enthält, von einer structurlosen Membran ausgebildet, die sich nach vorn in die *Limitans hyaloidea* fortsetzt, dann aber ihren eigenen Weg geht, indem sie die *Arteria capsularis* bis zur hinteren Wand der Linsenkapsel begleitet. Auch soll die *Art. capsularis* eine Strecke weit in den Glaskörper hinein von Nervenfasern begleitet sein und entstehe so der von H. Müller, Manz u. A. beschriebene Zapfen an der Eintrittsstelle dieser Arterie. Nach dem Schwinden der Arterien erhält sich der Zapfen noch einige Zeit und bekommt eine Vertiefung an seiner Oberfläche. Endlich sinkt der Zapfen in das Niveau der Retina und stellt seine Mitte die Excavation der Opticuspapille dar.

Von den Zellen im Glaskörper handelt neulich Potiechin (l. i. c.) und freue ich mich, bei diesem Autor die Bestätigung der hier vertheidigten Annahme zu finden, dass der Glaskörper nicht nur lymphoide, sondern auch ächte Mesodermazellen führt.

§ 45.

Entwicklung der Faserhaut und Gefässhaut des Auges.

Beide diese Häute entwickeln sich aus dem mittleren Keimblatte, welches die Augenanlage umgibt und sind in Augen von dem Entwicklungszustande, wie derjenige der Fig. 417, noch nicht angelegt. Die Aderhaut mit Ausschluss des *Pigmentum nigrum* und die *Sclera* machen hinsichtlich ihrer Entwicklung keine Schwierigkeiten und sind einfach Differenzirungsproducte aus den umgebenden Mesodermaschichten oder den Kopfplatten von Remak, wogegen die Iris und auch

die Hornhaut wesentlich als Neubildungen anzusehen sind, welche uranfänglich vor der Linse fehlen und aus dem am Rande der secundären Augenblase befindlichen Theile der Kopfplatten zu einer Zeit sich hervorbilden, in welcher die letzteren noch nicht deutlich in Sclera und Chorioidea zerfallen sind. An der Bildung der Iris betheiligt sich auch der vordere Rand der secundären Augenblase und liefert derselbe mit seinen beiden Blättern das Irispigment.

Gehen wir nun zu Einzelnheiten über und betrachten wir zuerst die Entwicklung der Cor-

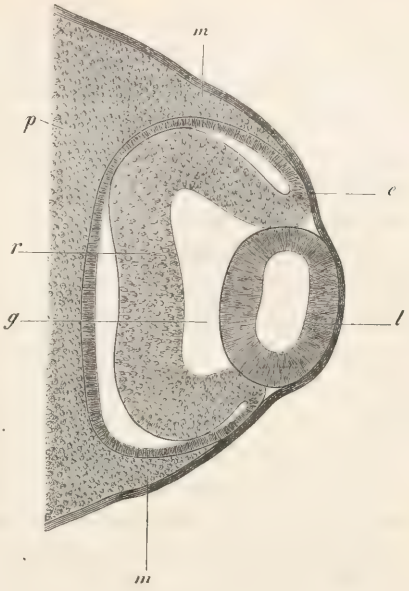


Fig. 417.

Entwicklung der Cornea. Cornea des Hühnchens.

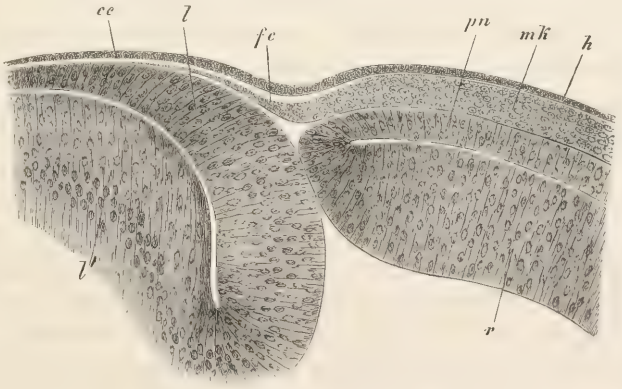


Fig. 418.

Fig. 417. Horizontalschnitt durch das Auge eines Hühnchens vom 3. Tage. Vergr. 106mal. *m* Mesoderma; *e* Ectoderma; *l* Linse (im *Diam. antero-posterior* dick 0,156 mm); *r* Retina, dick 0,07 mm; *p* Pigment; *g* Glaskörper.

Fig. 418. Vorderster Theil der Augenanlage eines Hühnerembryo von 4 Tagen. Vergr. 216mal. *l* Vordere Wand der Linsenblase; *l'* hintere Wand derselben oder Linse nicht ausgezeichnet; *ee* Epithel der Cornea; *fc* Faserlage der Cornea, Fortsetzung des um die secundäre Augenblase gelegenen mittleren Keimblattes *mk*, mit einer an der Aussenseite gelegenen hellen Lage von Grundsubstanz (Kessler's *Cornea propria*); *h* Ectoderma; *r* distale Wand der secundären Augenblase (Retina); *pn* proximale Wand derselben (*Pigmentum nigrum*).

nea. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse beim Hühnchen. Wie wir oben schon sahen, nimmt bei den Vögeln die Linse bei ihrer Abschnürung keinen Theil des mittleren Keimblattes mit (Fig. 390) und ist daher auch die ebengebildete Linse nur vom Ectoderma bedeckt, wie die Figur 417 dies zeigt. In diesem Falle reicht das mittlere Keimblatt nur bis an den Rand der secundären Augenblase heran und besitzt somit vor der Linse eine kreisförmige Unterbrechung oder Lücke. Dieser Zustand dauert jedoch nicht längere Zeit, denn schon am 4. Tage beginnt das Mesodermagewebe zwischen Linse und Ectoderma hereinzuwachsen, von welchem Vorgange die Figur 418 ein früheres Stadium wiedergibt. Nach Kessler findet hierbei eine eigenthümliche Betheiligung einer homogenen Lamelle statt, die er *Cornea propria* nennt und als eine Ausscheidung des Ectoderms, als eine Basalmembran desselben, ansieht. Und zwar soll diese Basalmembran vor dem Einwachsen des Mesoderms um die Zeit entstehen, wo die Höhle der Linsenblase eben verschwunden sei. Anfänglich nur über dem Rande der secundären Augenblase und den angrenzenden Randtheilen der Linse gelegen (Kessler, Fig. 10 *B*), wächst die *Cornea propria* rasch über die ganze Linse hin und erreicht etwa um die Mitte des 5. Tages die Dicke des Ectoderms. Nun erst beginnt nach Kessler das Vorwachsen des Mesoderms, und zwar anfänglich nur an der tiefen Lage der *Cornea propria* in dünner Lage (Kessler, Fig. 13 *A*), aus welcher Wucherung dann bald am 6. Tage eine zusammenhängende einfache Zellenlage zwischen Linsenkapsel und *Cornea propria* entsteht, die Kessler als Hornhautendothel deutet (Kessler, Fig. 14). Erst nachdem diese Zellenlage sich vollständig ausgebildet hat, dringt nach K. das Mesoderma mit seinen Zellen auch in die *Cornea propria* hinein (K. Figg. 15, 16), die mittlerweile noch dicker geworden ist und wächst in der mittleren Schicht derselben weiter, bis am Ende die ganze *Cornea propria* zellenhaltig geworden ist (K. Fig. 17) und von der früheren structurlosen Lamelle nur zwei Säume übrig geblieben sind, welche die Anlagen der *Elastica externa* und *interna* darstellen, jedoch im Anfange viel breiter sind als später, welche Umgestaltung auf Rechnung einer immer grösseren Zunahme der zelligen Schicht der Hornhaut kommt, zur Erklärung welcher K. auch später noch Zelleneinwanderungen annimmt.

Diese Gesammtdarstellung Kessler's enthält unzweifelhaft viel Richtiges, ist jedoch meiner Meinung nach insofern weniger gelungen, als sie die homogene Substanzlage (die *Cornea propria*) als eine besondere histologische Bildung aufstellt und dieselbe vom Epithel ableitet. Hierdurch erhält die Lehre Kessler's ihr so sehr eigenthümliches Gepräge, denn eine vom Ectoderma ausgeschiedene Lage, in welche Zellen des

Mesoderma einwachsen, wäre allerdings für höhere Geschöpfe ein Unicum. Es ist jedoch, wie mir scheint, keinerlei Nöthigung zu einer solchen Annahme vorhanden und hat bereits Kessler in seiner früheren Arbeit den Weg zu einer entsprechenden Deutung gewiesen, indem er damals die ganze *Cornea* vom mittleren Keimblatte abzuleiten versuchte, was auch in der That das Richtige ist. Meinen Erfahrungen zufolge gestalten sich nämlich die Verhältnisse folgendermassen. Die helle Lage Kessler's oder seine *Cornea propria* ist unzweifelhaft vorhanden, doch grenzt sich dieselbe niemals so bestimmt und scharf ab, wie K. sie zeichnet, und sah ich dieselbe auch nie so dick wie in K.'s Figg. 15 u. 16. Verfolgt man das Auftreten dieser Lage, so ergibt sich, dass dieselbe dem Mesoderma angehört und nichts als die Zwischen- und Grundsubstanz der Mesodermalage ist, die die Zellen der Hornhaut liefert. Indem diese Lage, die zuerst hinter dem Rande der secundären Augenblase steht, gegen diesen Rand vorwuchert, entwickelt sie an beiden Flächen eine homogene Grenzschicht, welche im Wachsthume den Zellen voraneilt und zu einer Zeit schon zwischen Linsenkapsel und Ectoderma eindringt, wo die Zellen noch am Rande der secundären Augenblase stehen. Sehr bald wird nun auch diese Lage Zwischensubstanz an der distalen Fläche der fraglichen Mesodermaschicht mächtiger und gestaltet sich hier wie zu einer besonderen Auflagerung, wie Kessler dies ja im Ganzen zutreffend schildert, und so kommen dann die weiter gegen die Linsenmitte zu wuchernden Zellen wie an die proximale Fläche einer besonderen homogenen Membran zu liegen. In dieser Weise entwickelt sich der erste Zustand der Hornhaut, den Kessler's Fig. 14 in den Formen (nicht in den Conturen, wie K. selbst zugibt) ganz gut darstellt. Weiter wuchern dann die Mesodermazellen vom Rande der secundären Augenblase aus auch in die homogene Zone hinein, wobei sie am Anfange von den tieferen endothelialen Zellen nicht geschieden sind, im weiteren Verlaufe dagegen einen mittleren Zug bilden, der in der dicker gewordenen Grundsubstanz wie eine selbständige Bildung vorwächst. Kessler's Figuren 15 und 16 geben diesen Vorgang genau wieder, zugleich zeigen dieselben aber auch, wenn man sie mit Fig. 14 vergleicht, dass Kessler's Auffassung unmöglich die richtige ist, denn wie soll die *Cornea propria*, die auch an ihrem Rande dem Ectoderma dicht anliegt nun auf einmal zwischen das Mesoderma und den Rand der secundären Augenblase zu liegen kommen wie in K.'s Fig. 16. Mit Rücksicht auf die weitere Entwicklung der Cornea des Hühnchens verweise ich auf Kessler's Figg. 17—19 und bemerke nur, dass wenn einmal die Cornea angelegt ist, kein Grund für weitere Einwanderungen von Zellen gegeben zu sein scheint.

Hornhaut der Säugethiere.

Die Entwicklung der Hornhaut der Säugethiere habe ich beim Kaninchen Schritt für Schritt verfolgt. Während, wie wir oben schon sahen, vor der Linsenbildung eine dünne Mesodermaschicht zwischen primärer Augenblase und Ectoderma ihre Lage hat, tritt während der Abschnürung der Linse ein Zustand ein, in dem vielleicht während einer ganz kurzen Zeit unmittelbar vor der Mitte der Linse eine Mesodermalage fehlt. Sofort entwickelt sich diese auch hier und ist die abgeschnürte Linse wiederum von einer dünnen Lage Mesoderma bedeckt. Diese Lage, deren Verhältnisse zu den umgebenden Mesodermaschichten und zum Glaskörper die Fig. 419 darstellt, ist in erster Linie die Anlage der Pupillarhaut, doch schliesst dieselbe offenbar auch die ersten Lineamente der Hornhaut in sich ein. Beim Kaninchen besteht die fragliche Schicht von Anfang an aus Zellen, wie Kessler dies auch von der Maus zeichnet (l. c. Figg. 68 u. 69) und fehlte jede Andeutung einer homogenen Schicht, die K. vom Schafe und Rinde darstellt (Figg. 85—86), doch sind auch bei diesen Thieren die Verhältnisse andere als bei Hühnchen und auch nicht von ferne daran zu denken, irgend einen Theil der Cornea nicht vom Mesoderma abzuleiten.

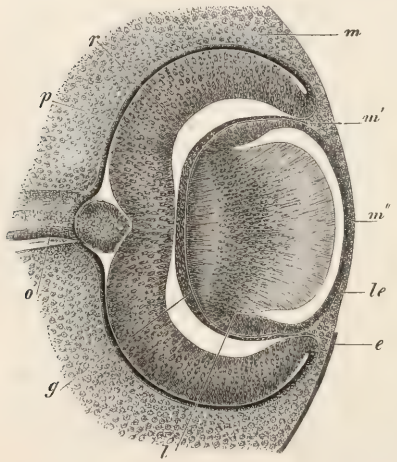


Fig. 419.

Die weitere Entwicklung der Hornhaut des Kaninchens besteht nun darin, dass die erste gemeinschaftliche Anlage der Pupillarhaut und Hornhaut rasch sich verdickt, wobei es unentschieden bleiben muss, ob diese Verdickung ganz und gar auf ein selbständiges Wachsthum der

Fig. 419. Horizontalschnitt durch das (im Aequator 0,79 mm messende) Auge eines Kaninchens von 14 Tagen. Vergr. etwa 62mal. *o* Opticus mit dem scheinbaren Querschnitte seiner oberen Wand an der Zutrittsstelle zur Netzhaut; *p Pigmentum nigrum; r* Retina; *m* Mesoderma neben der secundären Augenblase; m' Mesoderma zwischen Linse und Rand der secundären Blase in das Innere des *Bulbus* sich hinein erstreckend; *m''* Mesodermalage vor der Linse; *l* Linse; *le* vordere Wand der Linsenblase oder Linsenkapselepithel; *e* Epithel, welches die ganze Augenanlage bedeckt; *g* Glaskörper. Die Lücke zwischen Glaskörper und Retina ist Kunstproduct und vor Allem durch Schrumpfen des Glaskörpers entstanden.

primitiven Haut zu beziehen ist oder ob auch Einwanderungen von Zellen vom Rande her an demselben sich betheiligen, obschon ich nicht abgeneigt bin, wie bei Vögeln Vorgänge der letzteren Art anzunehmen. Hat die primitive Cornea eine gewisse Dicke erreicht, so scheidet sie sich in zwei Lagen (Fig. 420), von denen die eine ganz dünne gefässreiche die Pupillarhaut und die andere die bleibende Hornhaut ist, und noch später tritt dann zwischen diesen beiden Schichten eine Spaltlücke auf und entwickelt sich an den die Lücke begrenzenden Flächen nach und nach eine Zellenlage von endothelialer Beschaffenheit (Fig. 421). Somit entsteht beim Säugethiere, abweichend vom Hühnchen, die vordere Augenkammer wie ein seröser Spaltraum und finde ich keinen Grund, mit Kessler das Corneaendothel auf die Irisanlage und von da auf die Pupillarhaut oder im Sinne Kessler's auf die Gefässe der vorderen Linsenwand herüberwachsen zu lassen, wodurch eigentlich erst, wie K. meint, die Pupillarhaut gebildet werde.

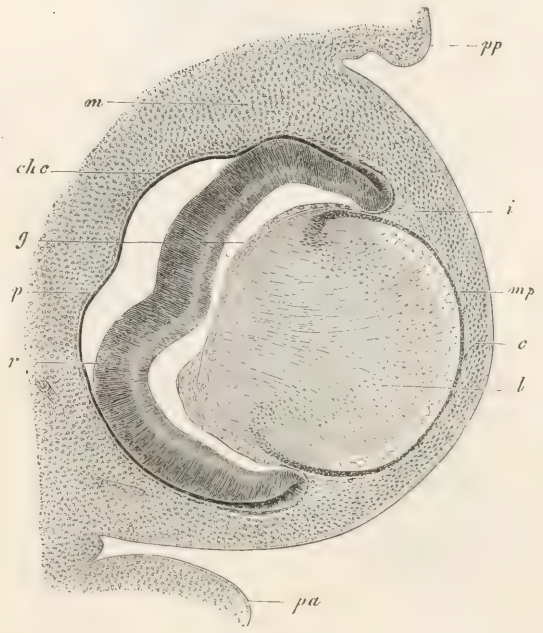


Fig. 420.

Die Zeit, in welcher die vordere Augenkammer deutlich wird, ist schwer zu bestimmen, da das Sichtbarwerden einer Lücke zwischen der

Fig. 420. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindes von 23 mm. Vergr. etwa 42mal. *pp* hinteres unteres Augenlid; *pa* Vorderes oberes Augenlid; *m* Mesodermen um das Auge herum noch ohne Differenzirung; *c* Anlage der Hornhaut sammt deren Epithel; *mp Membrana pupillaris; i* Irisanlage; *chc* Choriocapillarisanlage; *g* Glaskörper; *p Pigmentum nigrum* oder proximale Lamelle der secundären Augenblase; *r* distale Lamelle derselben vorwiegend Netzhaut.

Cornea und der Pupillarhaut in hohem Grade von der Art der Erhärtung des Auges abhängt; auch mag bei verschiedenen Thieren der Vorgang etwas verschieden ablaufen. Im Allgemeinen glaube ich jedoch sagen zu dürfen, dass das Deutlichwerden der ersten Irisanlage und das Auftreten der vorderen Augenkammer zusammenfallen und dass dieser Raum in der Nähe der Iris zuerst deutlich wird, wie die Figur 421 dies zeigt.

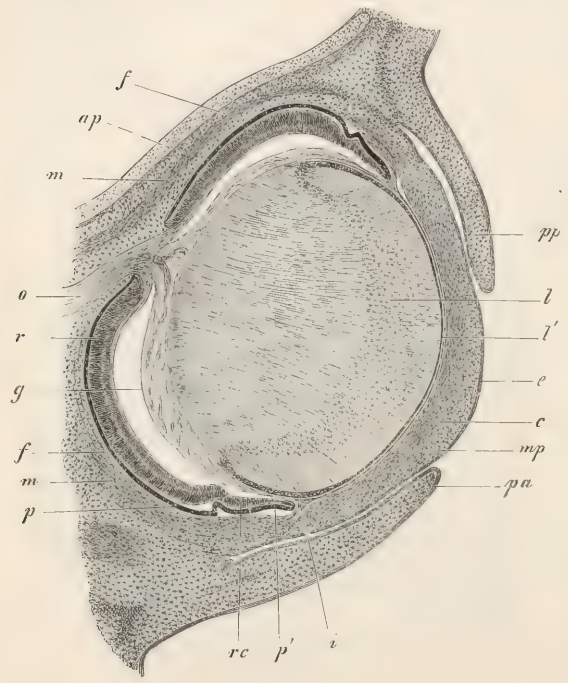


Fig. 421.

Histologische Entwicklung der Cornea.

Die histologische Entwicklung der Hornhaut anlangend, so möchte ich mich in Betreff der Säugethiere und Vögel dahin aussprechen, dass dieselbe vom Momente ihres ersten Auftretens an aus Zellen und Zwischensubstanz besteht, wie dies um diese Zeit für alle Theile des Mesoderma des Kopfes gilt. Und zwar besteht die Hornhaut anfangs aus lauter gleichartigen zelligen Elementen, welche in frühester Zeit dicker sind und später sich abplatten. So zeigt die Hornhaut lange Zeit hindurch bei Embryonen ein durchaus gleichartiges Gefüge und weichen auch, so viel sich erkennen lässt, die Endothelzellen der hinteren Fläche nicht von den übrigen Elementen ab, mit Ausnahme dessen, dass im Innern der Haut immer mehr Zwischensubstanz auftritt

Fig. 421. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal. *o* Opticus; *ap Ala parva; rs, ri Rectus sup. et inferior; oi Obliq. inferior; p Pigmentum nigrum; r* Retina; *ch* Anlage der *Chorioidea; rs Pars ciliaris retinae; pi* vorderer Rand der secundären Augenblase oder Anlage des Irispigmentes; *g* Glaskörper, durch Schrumpfen von der Retina abgehoben, ausser hinten, wo die *Art. capsularis* als Fortsetzung der *Art. centralis retinae* erscheint; *i* Iris; *mp Membrana pupillaris; c* Cornea mit Epithel *e; ps Palpebra superior; pi Palpebra inferior; l* Linse; *l'* Linsenepithel.

und die Elemente so weiter von einander abrücken. Die Bildung einer Lage pflasterförmiger Zellen gegen die vordere Augenkammer zu und der *Lamina elastica posterior* fällt in eine spätere Zeit, doch habe ich dieser Frage keine grössere Aufmerksamkeit zugewendet und kann nur soviel sagen, dass bei Kaninchen von 20 Tagen eine Hornhaut von 0,14 mm Dicke weder eine *Elastica anterior* noch eine *Elastica posterior* besitzt, wogegen die erstere Lage bei neugeborenen Thieren vorhanden ist. Bei einem Rindsembryo von 8 cm sah Donders die *Elastica posterior* 2—3 μ dick.

Hornhaut des Menschen.

Bei menschlichen Embryonen ist die Faserhaut in der Mitte des zweiten Monates deutlich und bestimmt vorhanden, während ich bei einem 4 Wochen alten Embryo dieselbe nicht zu erkennen vermochte. Am Ende des 2. und in der ersten Hälfte des 3. Monates sind jedoch der vordere und der hintere Abschnitt der Faserhaut noch vollkommen gleich beschaffen und wird der erstere nicht vor dem Ende des dritten oder dem Anfange des vierten Monates durchsichtig, von welchem Zeitpunkte an die wahre Cornea gegeben ist. Um diese Zeit ist auch die Hornhaut stark gewölbt, was später nach und nach sich verliert, und was ihre Dicke anlangt, so ist dieselbe erheblich grösser als bei der Sclera und findet sich auch noch bei Neugeborenen so, bei denen sie, wie längst bekannt (Petit), selbst absolut dicker ist als beim Erwachsenen. Die Descemet'sche Haut will Donders bei 2—3monatlichen Embryonen gesehen haben (Nederl. Lancet. 1851 p. 47). Bei Neugeborenen bestimmte ich ihre Dicke auf 3,8—4,3 μ.

Mit Bezug auf die Gefässe der fötalen Hornhaut fehlen ausgedehntere Untersuchungen. Nach einer alten Beobachtung von Henle und J. Müller wird angenommen, dass dieselben beim menschlichen Fötus und bei Säugern entwickelter seien als später. Es hat sich jedoch für die Säugethiere gezeigt, dass auch erwachsene Geschöpfe sehr entwickelte Hornhautgefässe besitzen (m. Mikr. Anat. II 2. S. 622), und was den Menschen anlangt, so kann ich wenigstens von Neugeborenen sagen, dass ihre Hornhaut auch gefässarm getroffen wird.

Ueber die Schichten der fötalen Hornhaut und das Conjunctivaepithel siehe den § 47.

Sclera

Die Sclerotica entwickelt sich aus den das Auge umgebenden Kopfplatten, deren Gewebe in der Nähe der secundären Augenblase nach und nach sich verdichtet und mit einem innern Theile zur Aderhaut, mit einem äusseren zur Sclera wird. Letztere entwickelt sich sehr langsam und zeigt lange Zeit hindurch keine scharfen Begrenzungen nach aussen (Fig. 415), was daher rührt, dass, wie Ammon zuerst angegeben hat, ihr Dickenwachsthum durch äussere Auflagerungen zu

Stande kommt, die in einer mittleren Ringzone beginnen und von da nach vorn und hinten weiter schreiten. Doch ist die Sclera am Ende der Fötalperiode in der Nähe der Cornea noch auffallend dünn, ebenso in der Nähe des Sehnerven besonders nach hinten und lateralwärts an einer Stelle, welche nach Ammon schon im 3. Monate deutlich ist und die von ihm sogenannte *Protuberantia scleralis* bildet. In neuester Zeit beschrieb A. Hannover (l. i. c.) unter dem Namen *Funiculus sclerotic ae* eine Bildung an der Sclera, die er auf die fötale Augenspalte zu beziehen geneigt ist, mit welchem Rechte, ist mir nicht ersichtlich, da die Sclera normal keine Spalte hat.

Tunica vasculosa oculi.

Von der Gefässhaut des Auges habe ich schon in der ersten Auflage dieses Werkes gezeigt, dass ihr bindegewebiger Theil eine Abzweigung der primitiven Faserhaut oder Mesodermaumhüllung des Auges ist und dass die Pigmentschicht nicht zu ihr, sondern zur Retina gehört. Die erste Entstehung dieser Haut setze ich nach meinen neueren Erfahrungen in eine frühe Zeit, in dieselbe, in welcher auch die Gefässe des Glaskörpers und der Linsenkapsel entstehen und betrachte ich die dünne gefässhaltige Schicht, welche die eben gebildete secundäre Augenblase umhüllt und die alle neueren guten Abbildungen darstellen (Lieberkühn, Fig. 32, Kessler, Figg. 68, 69, 83, meine Fig. 420) als die erste Anlage der Gefässhaut, und zwar der *Choriocapillaris*. Wenn dem so ist, so hängt, wie ich schon oben betonte, die *Tunica vasculosa oculi* von Anfang an mit der Pupillarhaut und auch mit dem Glaskörper zusammen und bildet nur einen Theil einer gefässhaltigen Hülle, welche die Linse und auch die gesammte secundäre Augenblase umschliesst. Immerhin ist nicht zu vergessen, dass diese fötale Gefässhaut des Auges im weiteren Sinne ihr Blut aus zwei Quellen bezieht, einmal aus der *Arteria centralis retinae* (*A. capsularis*), und zweitens aus den *Arteriae ciliares*, und dass auch ihre Bedeutung dem entsprechend wohl eine doppelte ist, nämlich einmal die Ernährung der secundären Augenblase und zweitens die der Linse. Nichtsdestoweniger ist so viel sicher, dass die Gefässhaut des Auges und die der Linse, d. h. vor Allem die *Membrana pupillaris*, ohne Grenze in einander übergehen, und lässt sich daher die Auffassung, der ich früher selbst anhing, dass die *Tunica vasculosa oculi* von Anfang an vorn eine Unterbrechung, die Pupille, habe, nicht mehr länger festhalten.

Während die *Tunica vasculosa oculi* in ihrem der secundären Augenblase anliegenden Theile lange keine weiteren Veränderungen zeigt, beginnt der am Rande dieser Blase gelegene, an die Pupillarhaut angrenzende Abschnitt bald sich zu verändern. Und zwar bildet sich hier wie eine Wucherung der gefässführenden Lage, die zwar anfäng-

lich, ebenso wie die ganze Schicht von der Anlage der *Sclera* und *Cornea* nicht scharf sich abgrenzt Fig. 422, später jedoch, sobald die vordere Augenkammer entstanden ist, im Winkel derselben wie einen Ringwulst bildet, Figg. 416, 421, 423, der einerseits unmerklich in die *Membrana pupillaris* übergeht, anderseits aber auch in die äussere Gefässhaut sich fortsetzt und zugleich zwischen Linse und secundärer Augenblase mit dem Glaskörper zusammenhängt. Dieser Ringwulst ist die erste Andeutung der Iris, die somit nicht als eine feine Platte von der Gefässhaut nach vorn vorwächst, sondern von Hause aus mit der Pupillarhaut verbunden ist und anfangs nur wie eine Verdickung derselben erscheint. Im weiteren Verlaufe wächst nun die Irisanlage nach vorn und nimmt bald die Form einer Platte an und zugleich folgt ihr auch der Rand der secundären Augenblase mit seinen beiden Schichten, welche gleichzeitig sich verdünnen und wie einen doppelschichtigen Zellenbeleg der Iris darstellen. So entsteht der Zustand, den die Fig. 423 wiedergibt, in welchem die Irisanlage nun schon bestimmt hervortritt, jedoch eines freien Randes immer noch ermangelt, vielmehr ganz allmälig sich zuschärfend in die Pupillarhaut übergeht, und in diesem Verhältnisse während des ganzen Fötal-

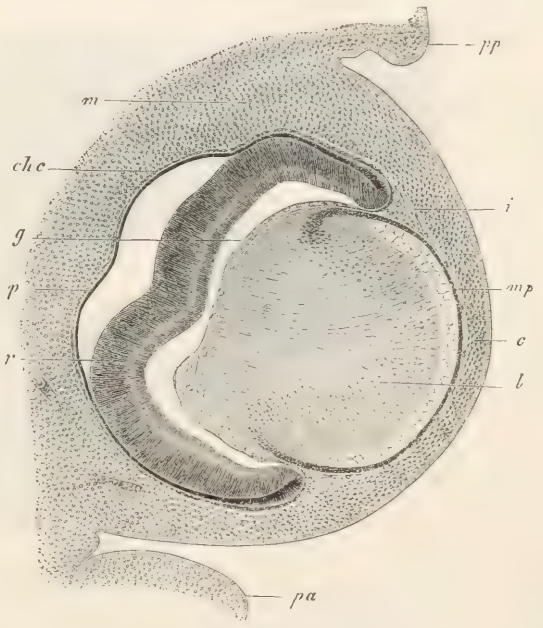


Fig. 422.

Fig. 422. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindes von 23 mm. Vergr. etwa 42mal. *pp* hinteres unteres Augenlid; *pa* Vorderes oberes Augenlid; *m* Mesoderma um das Auge herum noch ohne Differenzirung; *c* Anlage der Hornhaut sammt deren Epithel; *mp Membrana pupillaris*; *i* Irisanlage; *chc* Choriocapillarisanlage; *g* Glaskörper; *p Pigmentum nigrum* oder proximale Lamelle der secundären Augenblase; *r* distale Lamelle derselben, vorwiegend Netzhaut.

lebens verharrt, auch nachdem sie noch breiter geworden ist (S. bei Kessler die Figg. 72, 73, 74).

In Betreff des Gewebes der Irissubstanz ist nur das zu bemerken, dass dasselbe, noch bevor die vordere Augenkammer entstanden ist, durch ein mehr lockeres Gefüge, minder abgeplattete Zellen und einen grossen Gefässreichthum vor demjenigen der benachbarten Cornea und

Fig. 423.

Sclera sich auszeichnet und in Betreff seiner späteren Umwandlungen zu keinen Bemerkungen Veranlassung gibt. Von grösserem Interesse ist die Entstehung des Pigmentes der Iris, in Betreff dessen Kessler die ersten genauen Angaben gemacht hat. Nach diesem Autor wächst bei Tritonen und Vögeln der Umschlagsrand der secundären Augenblase mit seinen beiden Lamellen gleichzeitig mit der Irisbildung nach vorn, wobei die distale vordere Lamelle der secundären Blase sich verdünnt und später ebenso sich pigmentirt wie die andere Lamelle (No. 121 und

Fig. 423. Ein Theil des Auges der Fig. 421 125mal vergrössert. *scl* Sclera; *ch* Chorioidea; *p Pigmentum nigrum* (Retinapigment); *p'* Pigment der späteren Ciliarfortsätze; *p i* Irispigment vordere Lamelle; *p i'* Irispigment hintere Lamelle; *c r Pars ciliaris retinae*; *r* Retina; *g C. vitreum*; *g'* Verbindung desselben mit *i* der Irisanlage und *m p* der *Membrana pupillaris*; *c e Epithelium corneae*; *l* Linse; *c* Cornea mit zwei Schichten, von denen die hintere in die Sclera, die vordere in die *Conjunctiva sclerotica* übergeht. Die Lücken zu beiden Seiten des vorderen Randes der secundären Augenblase sind Kunstproducte. Die Lücke medianwärts der Irisanlage ist die vordere Augenkammer.

l. i. c. Taf. II bes. Fig. 21), welche Angaben später (l. i. c. Taf. V. bes. Fig. 74) auch auf die Säugethiere ausgedehnt wurden. Das Irispigment würde somit ursprünglich aus zwei Zellenlagen bestehen und weder eine Wucherung des Pigmentblattes der secundären Augenblase allein sein, wie ich in der ersten Auflage dieses Werkes vermuthungsweise aussprach, noch auch eine Wucherung des Pigmentblattes mehr einem als Fortsetzung der *Limitans interna* auftretenden Rudimente des distalen Blattes der secundären Augenblase, wie M. Schultze später annahm (Handbuch der Lehre von den Geweben, Art. Netzhaut, S. 1033).

Diese Angaben von Kessler sind, was das Auge der Vögel betrifft, von Lieberkühn in einer fast gleichzeitig erschienenen Arbeit bestätigt worden (Marburg. Sitzungsber. Dec. 1871), ebenso von Langerhans für Petromyzon, von W. Müller (No. 162 S. 34) für Petromyzon Taf. XII, Fig. 7), den Lachs, die Forelle, Triton, das Huhn und für das Kaninchen, ja bei *Lepidosternon microcephalum* konnte W. Müller selbst beim erwachsenen Geschöpfe die doppelte Zellenlage an der hinteren Fläche der Iris nachweisen. Ganz abweichende Darstellungen hat dagegen J. Arnold gegeben, die sich auf die gesammte Pigmentschicht des Auges beziehen, auf welche hier einfach verwiesen wird, und Lieberkühn glaubt für die Säugethiere es noch nicht als ausgemacht erachten zu dürfen, dass beide Lamellen der secundären Augenblase auf die Iris übergehen (S. 348), doch zeichnet er bei einem Schafembryo von etwa 6 cm Länge an einer gut entwickelten Iris die beiden Lamellen der secundären Augenblase bis fast zum Rande der Haut (Fig. 46), wobei nur die grosse Dicke der innern Lamelle auffallend ist und beweist es daher gegen Kessler nicht zu viel, wenn L. bei einem Schweineembryo mit gut entwickelten Ciliarfortsätzen und Iris (Fig. 47) und in noch späteren Stadien am Pigmente der letzteren nicht zwei Zellenschichten nachzuweisen vermochte.

Meine eigenen Erfahrungen an Säugethieren gehen dahin, dass die Zellenlage der Iris in der Weise entsteht, wie Kessler es beschreibt, und von Hause aus doppelblättrig ist. Schon sehr früh sieht man bei Embryonen des Schweines, Rindes, Schafes und Kaninchens die Pigmentirung auf den vordersten Theil der distalen Lamelle der secundären Augenblase übergreifen und wenn die Iris breiter wird, nimmt auch diese Pigmentablagerung zu und tritt weiter nach hinten. Bei einem Kaninchen von 20 Tagen war das tiefe (distale) Blatt der secundären Augenblase bereits in einer Ausdehnung oder Breite von 0,10 mm schwarz und dicht pigmentirt, so dass die Zellengrenzen nicht mehr zu erkennen waren: zugleich waren auch in diesem Abschnitte beide Pigmentlamellen stark verdünnt (dieselben massen zusammen 0,021—

0,027 mm) und inniger verschmolzen, so dass sie an minder feinen Schnitten für eine einzige Zellenlage gehalten werden konnten. Ueber noch ältere Embryonen habe ich keine Erfahrungen, doch scheint mir das Angegebene beweisend genug und will ich nur noch bemerken, dass ich auch beim Menschen bei Neugeborenen an der Pigmentlage der Iris zwei Zellenschichten finde, von denen die eine, der Irissubstanz nähere, aus mehr polygonalen, die andere, die Fortsetzung der *Pars ciliaris retinae* bildende, aus länglichen, mehr spindelförmigen Zellen besteht. Bei einem zweijährigen Kinde hat auch Hirschberg (Archiv für Ophthalm. Bd. 22 1. Abth.) zwei Pigmentlagen an der Iris gefunden.

Weitere Umbildungen der Aderhaut. *Corpus ciliare.*

Ich wende mich nun wieder zur Aderhaut und bespreche in erster Linie die Entwicklung des *Corpus ciliare*. Bei Vögeln und Säugern tritt dasselbe geraume Zeit nach dem ersten Erscheinen der Iris auf und beruht seine Bildung auf einer Wucherung der *Tunica vasculosa* dicht hinter der Iris, an welcher auch die secundäre Augenblase Antheil nimmt, indem sie mit ihren beiden Lamellen, von denen jedoch die distale sich nicht pigmentirt, entsprechend den gefässhaltigen Fortsätzen der *Tunica vasculosa* ebenfalls sich faltet. Mit Bezug auf das *Primum movens* bei der Entstehung der *Corona ciliaris*, so bin ich mit Lieberkühn gegen Kessler der Ansicht, dass dasselbe in den Wucherungen der *Vasculosa oculi* zu suchen ist, ohne zu läugnen, dass nicht auch die secundäre Augenblase durch selbständige Flächenvergrösserung an demselben sich betheiligt und bemerke ich im Allgemeinen, dass überall wo Mesodermalagen und die epithelialen Blätter des Keimes zur Bildung zusammengesetzter Organe sich vereinen, ohne Ausnahme beide Theile selbständig wuchern, jedoch in dem Einen Falle das eine, in den andern das andere Keimblatt den Anstoss zur Wucherung gibt und somit das Formbedingende ist. So ist bei der Bildung des *Plexus chorioidei* des Gehirns das Mesoderma das Gestaltende und bei der Entwicklung der Drüsen die epithelialen Blätter.

Von den hinteren Theilen der Aderhaut ist nicht viel zu sagen, als dass dieselben sehr langsam sich entwickeln. Wenn auch die *Tunica vasculosa* durch eine die secundäre Augenblase umhüllende Gefässschicht schon in früher Zeit in ihren ersten Spuren sich anlegt, so dauert es doch sehr lange, bis dieselbe gegen die Sclera scharf sich abgrenzt. Beim Kaninchen fand ich erst am 23. Tage die ersten Zeichen einer weiteren Differenzirung dadurch, dass jetzt die Choriocapillaris als eine dünne Lamelle ganz bestimmt gegen das äussere Gewebe sich absetzte und bei ausgetragenen Kaninchen von 28 Tagen liess sich auch eine dünne Lage mit den grösseren Gefässen von der Sclera trennen. Die *Elastica* sah ich zum ersten Male deutlich bei Kaninchen von 23 Tagen und ist

oben schon die Frage besprochen, welchem Augentheile diese Lamelle zuzurechnen sei.

Pigmentum nigrum.

Das schwarze Augenpigment entwickelt sich, wie ich in der ersten Auflage dieses Werkes gezeigt habe und wie seither von allen Beobachtern bestätigt worden ist, aus der proximalen Lamelle der secundären Augenblase und hat man daher vorgeschlagen, diese Lamelle ohne weiteres zur Retina zu ziehen und Retinalpigment zu nennen (Babuchin). Wenn man jedoch erwägt, welche Schicksale die verschiedenen Theile der secundären Augenblase erleiden, so ergibt sich, dass mit so einfachen Bezeichnungen nicht auszukommen ist. Ich theile die secundäre Augenblase in erster Linie in zwei Theile, einen nervösen, die Retina, und einen indifferenten, den ich den epithelialen heissen will. Dieser letztere zerfällt a) in die pigmentirte Doppellamelle, die die Iris überzieht, das Irispigment, b) in die Doppellamelle, die die *Corona ciliaris* bekleidet, an der ein pigmentirter proximaler von einem nicht gefärbten distalen Theile, der *Pars ciliaris retinae*, zu unterscheiden ist und c) in das Retinalpigment, das dem nervösen Theile der Augenblase anliegt. Da nun dieser Theil physiologisch unstreitig zur Retina gehört, so kann man von diesem Gesichtspuncte aus die secundäre Augenblase auch in zwei Abschnitte theilen, einen hinteren, Retina und Retinalpigment, der in unmittelbarster Beziehung zum Acte des Sehens steht, und einen vorderen mehr untergeordneter Natur, der die *Corona ciliaris* und Iris bekleidet. Dieser letzte Theil lässt sich nun aber bei der Beschreibung des Auges nicht wohl von den Theilen trennen, denen er aufliegt und halte ich es somit für das zweckmässigste, den gesammten epithelialen Theil der secundären Augenblase zusammen mit der *Vasculosa oculi* zu beschreiben.

Die epitheliale Lage der secundären Augenblase entwickelt sich bei verschiedenen Geschöpfen im Einzelnen etwas abweichend. Bei einem menschlichen Embryo von 4 Wochen, bei dem die Linse eben abgeschnürt aber noch hohl war, sah ich das schwarze Augenpigment in seiner allerersten Anlage, und zwar in den innersten Theilen der proximalen Lamelle und nur in den vordersten Theilen der secundären Blase. Die betreffende Lamelle mass 31—35 μ in der Dicke und bestand aus deutlichen kernhaltigen polygonalen Zellen, die, wie mir schien, in zwei, sicherlich aber nicht in mehr Lagen angeordnet waren. Bei Säugethieren beginnt die Pigmentbildung zum Theil vor der Abschnürung der Linse (Kessler bei der Maus und dem Schafe), zum Theil erst nachher (Mihalkovics und ich beim Kaninchen). Die Pigmentkörnchen treten hier wie beim Menschen in den tieferen Theilen der Zellen, d. h. gegen die Höhle der primitiven Augenblase zuerst auf (Mihalkovics, Kessler, ich) und erscheint

die Pigmentirung in den hinteren Abschnitten der Retina früher als in den vorderen (ich beim Kaninchen). Von hier aus rückt, wie Würzburg (l. i. c.) richtig angibt und oben schon hervorgehoben wurde, die Pigmentirung auch schon früh mehr weniger weit auf das distale Blatt der Augenblase über, noch bevor die Iris sich entwickelt. Sehr wechselnd ist die Dicke der Pigmentlage nicht nur von Anfang an, sondern auch noch später und hebe ich als besonders auffallend hervor, dass beim Rinde bei Embryonen von 23 mm die Pigmentlage ganz vorn auffallend dick ist und obschon das Pigment sonst ganz gut entwickelt ist, doch nur in der innern Hälfte der Zellen solches zeigt (Fig. 415).

Beim Hühnchen tritt die Pigmentirung erst auf, nachdem die Linse abgeschnürt ist und entwickeln sich die Pigmentkörnchen zuerst in den äusseren Theilen der betreffenden Zellen (Kessler, ich).

Das Pigment tritt überall im Innern der Zellen auf (contra Arnold und Würzburg) und sind die Zellengrenzen meist deutlich zu erkennen. Die Pigmentkörnchen sind bei verschiedenen Thieren verschieden in Form und Grösse.

In Betreff der Entwicklung der Gefässhaut im Auge des Menschen merke ich folgendes an. Das *Corpus ciliare* und die Iris bilden sich am Ende des zweiten und im Anfange des dritten Monates und ist letztere Haut entgegen den bisherigen Angaben von Anfang an gefärbt. Bei einem Embryo von $3^1/_2$ Monaten ist die Iris nicht breiter als 0,021 mm, hellbraun, die *Processus ciliares* dagegen schon recht gut ausgebildet, von tief schwarzem Pigment bedeckt und ausserdem von einer hellen Zellenschicht (*Pars ciliaris retinae*) von 0,035 mm Dicke überzogen, die scheinbar aus 4—5 Zellenreihen besteht. Dann folgt eine sehr deutliche *Limitans* und nach innen davon eine feinfaserige *Zonula*, die jedoch nicht den Eindruck einer Membran macht. Im 5. Monate misst die Iris 0,058 mm, die *Corona ciliaris* von der *Ora serrata* an 0,50—0,57 mm, die Höhe der *Processus ciliares* 0,12—0,18 mm und deren Breite 0,10—0,12 mm, die *Pars ciliaris retinae*, die jetzt einschichtig mit verlängerten Zellen erscheint, 0,016 mm. Das Pigment ist an der *Corona ciliaris* schwärzer als an der Iris und hinter der *Ora serrata*, und am dunkelsten auf den Ciliarfortsätzen. Auffallend waren an der Iris querverlaufende pigmentirte Zellen, die doch kaum dem Sphincter zugerechnet werden können. Am Ende der Schwangerschaft ist die Aderhaut noch ganz dünn, aber deutlich als besondere Membran zu erkennen, obschon sie des äusseren Pigmentes noch ganz entbehrt. Die *Elastica* ist ganz gut entwickelt und an den Pigmentzellen sehr leicht zu sehen, dass dieselben sehr verschieden gross sind und in auffallender Vermehrung begriffen sind, indem viele derselben

zwei Kerne besitzen, wie dies auch Kuhnt vor Kurzem (l. i. c.) beschrieben hat.

Eine bemerkenswerthe und vielbesprochene Erscheinung ist die sogenannte Chorioidealspalte (Fig. 424 1). Es zeigt nämlich die Chorioidea bei jungen Embryonen aller Wirbelthiere und auch des Menschen an der untern innern Seite einen eigenthümlichen, nicht pigmentirten Streifen, welcher vom Pupillarrande bis zum Opticuseintritte verläuft und beim Menschen in der 6.—7. Woche, beim Hühnchen vom 9. Tage an schwindet. Dieser Streifen ist, seit durch Schöler vom Hühnchen und durch

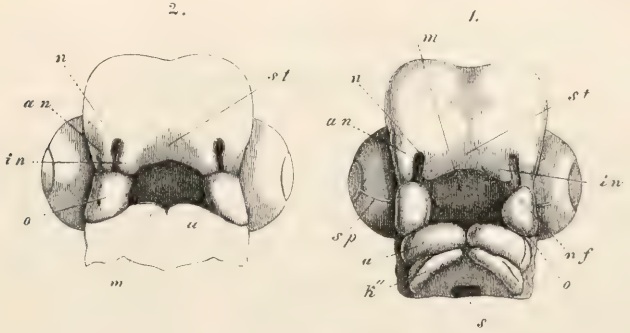


Fig. 424.

mich beim Menschen die Augenblasenspalte nachgewiesen und von mir auch gezeigt worden ist, dass die äussere Lamelle der secundären Augenblase die Pigmentschicht der Aderhaut liefert, leicht zu deuten und ist derselbe, wie in der ersten Auflage dieses Werkes bereits nachgewiesen wurde, nichts anderes als eine nach dem Schlusse der Augenblasenspalte noch eine Zeit lang bestehende Lücke der Pigmentschicht, welche später vergeht. Das heisst es bleibt nach dem Verwachsen der Spalte, wobei die beiden Lamellen der Augenblase ebenso verwachsen, wie das Medullarrohr und das Hornblatt beim Schlusse der Rückenfurche, die Nahtstelle des äusseren Blattes noch eine Zeit lang ohne Pigment. Diesem zufolge besitzt die Chorioidea selbst keine Spalte, sondern nur die Retina und die Pigmentschicht, und können die pathologischen Spaltbildungen der Aderhaut und Sclera nur in sofern aus fötalen Bildungen

Fig. 424. Zwei Köpfe von Hühnerembryonen, 1. vom Ende des vierten, 2. vom Anfange des 5. Brüttages. *n* Geruchsgrübchen; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *u* Unterkieferfortsatz desselben; *sp* Chorioidealspalte am Auge; *k''* zweiter Kiemenbogen; *s* Schlundhöhle; *in* innerer, *an* äusserer Nasenfortsatz; *nf* Nasenfurche; *m* Mundhöhle; *st* Stirnfortsatz.

erklärt werden, als ein nicht stattfindender Verschluss der fötalen Augenspalte auch eine mangelhafte Ausbildung der Aderhaut und Sclera nach sich ziehen kann. In ähnlicher Weise können auch Irisspalten (*Coloboma iridis*) entstehen, wogegen die Irisspalte bei regelrecht stattgehabtem Verschlusse der Augenspalte eine ganz und gar pathologische Bildung ist und in der Entwicklungsgeschichte der Theile keine Erklärung findet (M. vergl. Manz, die Missbildungen des menschlichen Auges in Handb. der ges. Augenheilkunde Bd. II S. 58).

§ 46.

Entwicklung der Netzhaut.

Die Netzhaut geht, wie schon zu wiederholten Malen hervorgehoben wurde, aus einem Theile der distalen (vorderen) Lamelle der secundären Augenblase hervor und haben wir hier in erster Linie diese Lamelle in ihren gröber anatomischen Verhältnissen zu verfolgen.

Während die primitive Augenblase der Säugethiere und Vögel anfangs an dem Theile, der mit dem Gehirn verbunden ist, eher dicker ist als an dem übrigen Abschnitte (S. Kessler, Fig. 65, und meine Figg. 129 und 219) ändert sich dieses Verhältniss nach der Einstülpung der Blase rasch und wird noch vor der Abschnürung der Linse der distale Theil dicker (Fig. 394), während zugleich die proximale Lamelle sich verdünnt. Ist die Linse abgeschnürt, so zeigt die distale Augenblasenlamelle die Verhältnisse, welche die Fig. 392 und 397 im frontalen und im Querschnitte wiedergeben, mit andern Worten, es ist dieselbe nun ganz erheblich dicker als die proximale Lamelle und ausserdem fast überall gleichdick. Als Beispiel gebe ich folgende kleine Tabelle:

	Dicke der secundären Augenblase in mm	
	Retina	Pigment.
1 Menschlicher Embryo von 4 Wochen	0,066—0,09	0,031—0,035
2 » » » $3^1/_2$ Monaten	0,064	—
3 Schafembryo von 15 mm	0,10	0,012
4 Rindsembryo von 28 mm	0,16	0,021 0,037 vorn
5 Rindsembryo von 35 mm	0,21	—
6 Schweinsembryo von 20 mm	0,16	0,016 0,035 vorn

		Dicke der secundären Augenblase in mm	
		Retina	Pigment
7	Schweinsembryo von 30 mm	0,14	—
8	» » 32 mm	0,17	0,008—0,010
9	Kaninchenembryo von 11 Tagen	0,095	0,026—0,030
10	» » 14 »	0,095	0,012
11	» » 18 »	0,14	0,027 vorn
12	» » 18 »	0,16	0,005—0,007
13	» » 20 »	0,17	—
14	» » 20 »	0,31	0,011

Vergleicht man diese Zahlen mit denjenigen der Netzhaut erwachsener Geschöpfe, so ergibt sich, dass diese Haut bei jungen Embryonen wohl im Verhältnisse zur Grösse des Auges dicker, dagegen absolut etwa 4,5mal dünner ist als später. Berechnet man die Dicke der Netzhaut im Verhältnisse zum Auge, so ergeben sich beim Menschen folgende Zahlen: Embryo von 4 Wochen 1 : 7,3 — 1 : 5,5; Embryo von 10 Wochen 1 : 8 (Valentin), Erwachsener 1 : 25—30.

Im Einzelnen gestalten sich nun die Wachsthumsverhältnisse der distalen Augenblasenwand so, dass während dieselbe im Hintergrunde des Auges anfangs ziemlich sich gleich bleibt und später, namentlich von dem Zeitpunkte der Bildung der Opticusfasern an, sich verdickt, ihr vorderster Theil eine auffallende Verdünnung erleidet, welche schon sehr früh beginnt (Fig. 395), mit der Entwicklung der Iris immer mehr zunimmt (Fig. 421) und mit der Ausbildung der *Processus ciliares* ihr Maximum erreicht (Fig. 407). Aus diesem vordern verdünnten Theile, der, wie wir schon sahen, dem epithelialen Theile der secundären Augenblase angehört, gestaltet sich 1) die sogenannte *Pars ciliaris retinae* oder die farblose, die *Corona ciliaris* von der *Ora serrata* an überziehende Zellenlage und 2) die tiefe Pigmentlage des Irispigmentes. Von der letzten Schicht war schon im vorigen § die Rede und bemerke ich daher nur noch mit Bezug auf die erstere Lage, dass dieselbe anfangs, ebenso wie die Netzhaut selbst, scheinbar aus mehrfachen Zellenschichten besteht. Nichtsdestoweniger unterscheidet sie sich schon früh von der Netzhaut, und zwar von dem Zeitpuncte an, wo die Schichtung der eigentlichen Netzhaut und die Opticusausbreitung auftritt, indem eine solche Schichtung bei ihr fehlt. Später kommt dann auch noch eine neue Gruppirung der Zellen der *Pars ciliaris retinae* dazu, indem dieselben in eine einfache Schicht sich ordnen, während zugleich die ganze Lage sich verdünnt, ein Vorgang, der bei verschiedenen Säugethieren in etwas verschiedener Zeit sich macht.

Von den gröberen Verhältnissen der Netzhaut des Menschen erwähne ich noch folgendes. Indem die Retina rascher wächst als die übrigen Augentheile, schlägt sie schon im zweiten Monate nach innen Falten. Zuerst scheint eine Falte an der unteren Seite des Sehnerven aufzutreten, zu der sich dann aber bald noch zahlreiche andere gesellen, welche vorzugsweise im Grunde des Auges stehen. Gegen das Ende des embryonalen Lebens verschwinden nach und nach diese Falten wieder und beim Neugeborenen ist die Haut ganz glatt, wie beim Erwachsenen.

Macula lutea. Der gelbe Fleck fehlt beim Embryo und ist selbst bei Neugeborenen noch nicht sichtbar. Nach Huschke (Eingeweidelehre S. 728) findet sich beim Fötus in dieser Gegend wirklich eine Spalte oder ein Centralloch, während beim Erwachsenen bekanntlich die Retina hier nur eine dünne Stelle hat und ist dieser Autor der Ansicht (*de pectine avium* 1827 Progr. § 27), dass das Loch ein Rest der fötalen ursprünglichen Spalte des Augapfels sei, welcher Auffassung auch v. Baer sich angeschlossen hat (Entw. II. S. 218). Gegen diese Auffassung spricht, wie schon Brücke und Schöler hervorheben, die Lage des gelben Fleckes an der lateralen Seite des Sehnerven, während die ursprüngliche fötale Augenspalte an der unteren medialen Seite des Auges ihre Lage hat, doch hat dies Manz nicht abgehalten, mit Entschiedenheit für die Deutung von Huschke einzustehen, indem er sich vor Allem darauf beruft, dass wenn man den gelben Fleck nicht als Rest der fötalen Spalte ansehe, die eigenthümliche Verdünnung der Netzhaut an dieser Stelle, der ganz besondere Verlauf der Opticusfasern und die Gefässlosigkeit der *Fovea centralis* unverständlich seien. Auch ich verkenne nicht das Gewicht dieser Thatsachen und bin sogar eher geneigt, mich ebenfalls an Huschke anzuschliessen, — wie dies vor Kurzem auch A. Hannover gethan hat (*La rétine de l'homme et des vertébrés*, Copenhague 1876), der sogar die *Macula lutea* für die am meisten defecte Stelle der Netzhaut erklärt und bezweifelt dass dieselbe die Gegend des schärfsten Sehens sei, — immerhin halte ich diese Angelegenheit noch nicht für spruchreif, da wir ja noch nicht einmal wissen, wann und wie die *Fovea centralis* beim Menschen auftritt und die Schwierigkeiten der Lage nicht so leicht wegzuräumen sind, wie Manz glaubt. Manz meint, dieselben würden sofort beseitigt, wenn man annehme, dass die *Fovea centralis* den Rest des oberen Endes der Netzhautspalte darstelle, was die weitere Annahme in sich schliessen würde, dass wenn auch anfangs der Augenblasenstiel, doch nicht der spätere Opticus die Netzhautspalte nach oben abschliesse! Eine solche Verschiebung des Opticus um den Rest der fötalen Spalte herum ist jedoch bis jetzt ebenso wenig bewiesen, wie eine Gesammtdrehung des Bulbus, und bringt uns diese Hypothese vorläufig auch

nicht weiter. Was dagegen die Annahme betrifft, dass die fötale Augenspalte in der Gegend des Sehnerven zuletzt sich schliesse, die v. Ammon für den menschlichen Embryo zuerst ausgesprochen hat (l. i. c. S. 30), so kann ich dieselbe für Säugethierembryonen bestätigen. Bei Schafembryonen von 22 mm, deren Opticusfaserung schon ganz gut ausgebildet war, fand sich an der Eintrittsstelle desselben ins Auge, und zwar an der unteren Seite eine längliche schmale Spalte, die die Nervenfasern bogenförmig umgaben, die allerdings den Gedanken nahe legte, dass hier ein Vorstadium der *Area centralis* (S. H. Müller, Ges. Abh. S. 138 der Säuger gegeben war. Dürfte man eine Drehung des *Bulbus* im Laufe seiner Entwicklung annehmen, so würden sowohl die *Fovea* des Menschen und der Affen und die *Area centralis* der übrigen Säuger, als auch die einfache und doppelte *Fovea* der Vögel sich auf die Centralspalte beziehen lassen. Dagegen erhebt sich in Betreff des Chamäleons die Schwierigkeit, dass nach H. Müller seine *Fovea* an der Nasenseite der Eintrittsstelle des Sehnerven liegt! Soll man hier eine Drehung des Bulbus oder Opticus nach der andern Seite als bei den andern Geschöpfen annehmen? So ergeben sich in dieser Frage der Schwierigkeiten gerade genug.

Wir wenden uns zur Entwicklung des Sehnerven und führt uns *Nervus opticus.* diese in erster Linie zum primitiven Augenblasenstiele. Nachdem man bis in die neuere Zeit allgemein eine directe Umwandlung des hohlen Stieles der primitiven Augenblase in den Sehnerven angenommen hatte, war His der erste, der in Folge gewisser Erwägungen eine andere Auffassung anbahnte. Ausgehend von der Annahme, dass sämmtliche Nervenfasern als Ausläufer von Zellen entstehen, nicht aber aus der unmittelbaren Metamorphose kernhaltiger Zellenkörper und gestützt auf die Thatsache, dass der Sehnerv keine Ganglienzellen enthält, kommt H. zur Vermuthung, dass der Augenblasenstiel nur das Leitgebilde sei, das den Sehnervenfasern den Weg weise, welche den bisher bekannten Thatsachen zu Folge vom Gehirn aus entstehen und von da in die Retinaanlage hineinwachsen. Die Zellenverbindung, welche der Stiel der Augenblase zwischen der Augenblase und dem Gehirn anfangs herstelle, müsse später sich lösen, meint His, indem die Zellen einem der beiden Theile, nämlich dem Gehirn zufallen (No. 12 S. 131). Soweit His, dessen Darstellung vorläufig keiner besonderen Zustimmung sich zu erfreuen hatte, indem bis jetzt nur W. Müller insofern sich ihm angeschlossen hat, als auch er die Opticusfasern nicht im Augenblasenstiele sich bilden lässt, jedoch abweichend von His dieselben von den Ganglienzellen der Retina ableitet, von wo aus sie centripetal ins Gehirn hereinwachsen sollen. Auf der andern Seite hat ein so vortrefflicher Kenner des Auges

wie Lieberkühn, sich ganz entschieden gegen His und für eine Entstehung der Opticusfasern in loco, mithin auch im Augenblasenstiele ausgesprochen, welcher Annahme auch Manz im Ganzen genommen sich angeschlossen hat.

Betrachten wir nun zunächst die gröberen Verhältnisse bei der Entwicklung des Sehnerven. Der hohle Augenblasenstiel steht während der kurzen Zeit, in der nur eine schwache Linseneinstülpung, aber noch keine Glaskörperanlage sich findet (S. m. Fig. 129 und Kessler l. i. c. Fig. 3), nur mit dem proximalen Theile der in erster Entwicklung begriffenen secundären Augenblase in Verbindung. So wie dann aber die Glaskörperbildung beginnt und die eigentliche secundäre Augenblase entstanden ist, findet man, wie ich dies schon in der 1. Auflage darlegte, dass der Augenblasenstiel nun auch mit der distalen oder vorderen Lamelle der secundären Blase verbunden ist, was einfach daher rührt, dass bei der Entstehung der secundären Blase nicht nur die distale Hälfte der primären Blase an die proximale, sondern auch von der Insertion des Augenblasenstieles an nach vorn, die untere Wand an die obere gedrängt wird. Den so entstandenen Zustand kann man mit Lieberkühn auch so beschreiben, dass man sagt, es hänge die obere Hälfte des Augenblasenstieles mit der

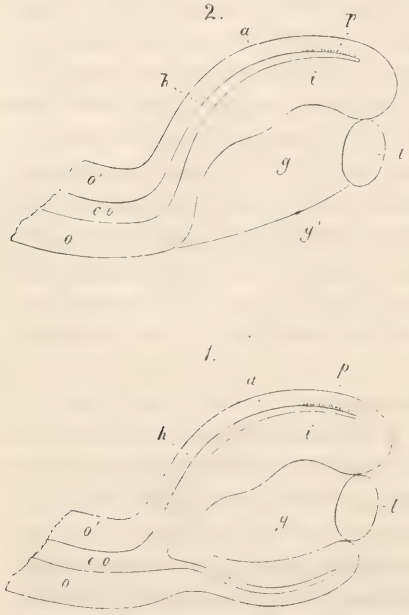


Fig. 425.

Fig. 425. Senkrechter Längsschnitt durch das Auge eines vier Wochen alten menschlichen Fötus in zwei Ansichten, die durch verschiedene Einstellung gewonnen wurden. 1. Ansicht der Schnittfläche selbst, die neben dem Eintritte des Sehnerven und der Augenspalte angelegt wurde. 2. Scheinbare Schnittfläche in der Gegend der Augenspalte. *o* untere Wand des platten, aber noch mit einer Höhlung *c o* versehenen *Nervus opticus*, die in 2 mit *i*, der inneren Lamelle der secundären Augenblase oder der Retina in Verbindung steht, in 1 dagegen mit der äusseren Lamelle *a* derselben verbunden erscheint. *o'* obere Wand des Sehnerven; *p* Stelle der äusseren Lamelle der secundären Augenblase, wo die Bildung des schwarzen Pigmentes schon begonnen hat; *l* Linse, deren Höhlung nicht dargestellt ist; *g* Glaskörper; *g'* Stelle wo der Glaskörper durch die Augenspalte mit der in das Auge eindringenden Cutislage zusammenhängt. Vergr. 100.

proximalen und dessen untere Hälfte mit der distalen Lamelle der secundären Augenblase zusammen, welchem Verhalten zufolge die Verbindung wenigstens eines Theiles des Augenblasenstieles mit der Retina eine ganz primitive ist.

Während der Entstehung der secundären Augenblase wird bei Säugethieren auch der Augenblasenstiel oder der primitive Opticus in einer gewissen Ausdehnung eingestülpt und dessen untere Wand an die obere gedrängt, so dass das Ganze einigermassen die Form der Augenblase wiederholt und eine nach unten offene doppelblättrige Rinne bildet. Das eingestülpte untere Blatt dieses umgestalteten Augenblasenstieles steht mit dem eingestülpten distalen Blatte der Augenblase in Verbindung, das obere mit dem proximalen pigmentirten Blatte und die anfänglich noch vorhandene Höhlung des primitiven Opticus mündet in den Rest der Höhlung der primitiven Augenblase. Hervorgerufen wird diese Einstülpung durch das gleichzeitig mit der Glaskörperbildung auch hier in Form eines kurzen Blattes einwuchernde Mesoderma, in welchen die *Arteria centralis retinae* sich bildet.

Auch beim Hühnchen wird, wie wir oben sahen, der primitive Opticus jedoch nur in nächster Nähe der Augenblase eingestülpt. Eine *Arteria centralis retinae* fehlt jedoch hier ganz und gar.

In weiter Umwandlung wird der primitive Opticus, der von Anfang an den Bau der Medullarplatte der Hirnwand und der Augenblase besitzt und somit aus scheinbar geschichteten, radiär gestellten Zellen besteht, sowohl in seinem eingestülpten, als in dem nicht eingestülpten längeren Theile durch Wucherungen seiner Wände solid, und gleichzeitig hiermit verbindet sich auch der Theil des Opticus, der bisher mit dem Pigmentblatte vereint war, nachdem die Höhle der primitiven Augenblase ganz geschwunden ist und indem die Pigmentbildung am Opticus sich begrenzt, mit der Anlage der Retina, so dass nunmehr der ganze Nerv mit der distalen Wand der Augenblase zusammenhängt. Während dies geschieht, treten zugleich auch die Sehnervenfasern auf und gestalten sich, nachdem sie einmal angelegt sind, folgendermassen. Hinter und über dem in seinem Anfange immer noch hohlen Opticus oder dem Augenblasenstiele tritt aus dem unteren Seitentheile eines jeden *Thalamus* ein starkes Bündel feinster Nervenfasern auf, der *Tractus opticus*, der gänzlich kern- und zellenfrei bei Schafembryonen mit Leichtigkeit in die oberen hinteren Theile des *Thalamus* sich verfolgen lässt und hier pinselförmig zerfahrend in der grauen Substanz sich verliert. An der Basis des Zwischenhirns zieht jeder *Tractus* in fast querem, nur wenig schief nach vorn gerichtetem Verlaufe dem andern entgegen, kreuzt sich in der Mittellinie mit demselben unter vollständiger

Durchflechtung der Fasern und begibt sich dann zum Augenblasenstiele der anderen Seite. In diesen treten die Fasern des *Tractus opticus* (Fig. 426 *to*) von hinten und oben her ein und erfüllen denselben, soweit er noch hohl ist, anfangs nur in den oberflächlichen Theilen, im weiteren Verlaufe dagegen, da wo der Stiel solid geworden ist, auch im Innern in seiner ganzen Dicke und Breite, welcher Vorgang etwas später

Fig. 426.

auch am Anfange des Augenblasenstieles eintritt, der nach und nach vom Auge nach der Hirnbasis fortschreitend ebenfalls seine Höhlung verliert und ganz mit Opticusfasern sich erfüllt. Ist der *Nervus opticus* so angelegt, so zeigt er eine sehr zierliche Structur. Derselbe besitzt erstens eine mässig dicke äussere Hülle von concentrisch gelagerten platten Mesodermazellen mit Zwischensubstanz und im Innern radiär gestellte, zellige Elemente, welche so untereinander verbunden sind, dass sie ein

Fig. 426. Horizontalschnitt durch den tiefsten Theil des 3. Ventrikels und des *Chiasma opticorum* von einem Schweineembryo von 33 mm, fast 40mal vergrössert. *ch Chiasma*; *to* Aus dem *Chiasma* hervortretendes Ende des *Tractus opticus* mit Fasern ohne Zellenbeimengung; *st* Rest des hohlen Augenblasenstieles, der oberflächlich von den Fortsetzungen der Fasern des *Tractus opticus* durchzogen ist; *o* Opticus von einer kernhaltigen Stützsubstanz durchzogen, deren Kerne die Punctirung bewirken; *o'* Opticus der anderen Seite, an welcher der Augenblasenstiel durch den etwas schief verlaufenden Schnitt entfernt ist. Vor dem Chiasma sieht man rechts das knorpelige *Sphenoidale anterius*, dann folgt das *Foramen opticum* und rechts vom Opticus die *Ala parva*; *t Ventriculus tertius* tiefster Theil, dessen Wand hinter dem *Chiasma* und zum Theil auch inmitten der zelligen Substanz Commissurenfasern enthält.

zartes Fächerwerk bilden, dessen Lücken der Länge nach verlaufen. In den Lücken dieses Fachwerkes stecken einmal eine grosse Anzahl kleiner, 7—15 μ dicker Bündel feinster kern- und zellenloser Opticusfasern, und zweitens zahlreiche, in Längsreihen angeordnete Zellen, die mit den

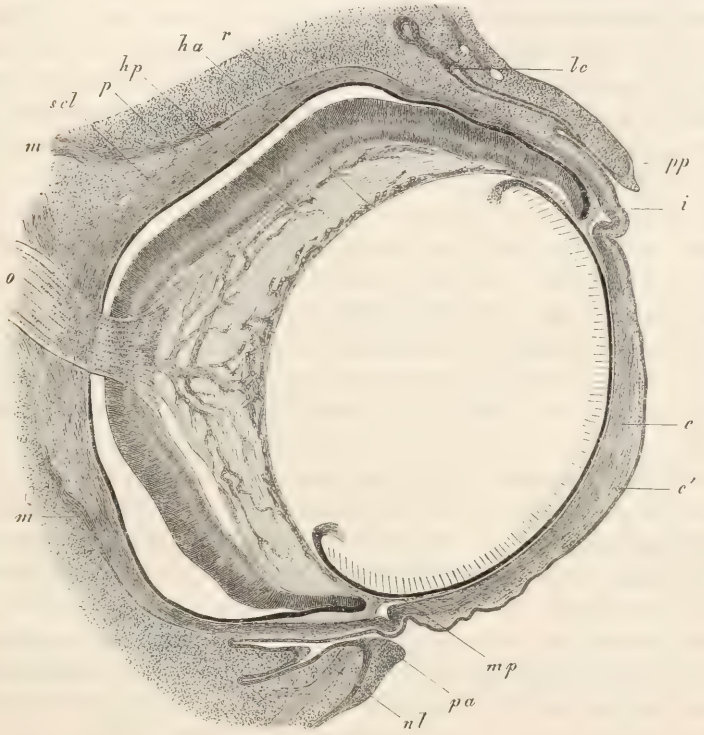


Fig. 427.

radiär gestellten Elementen zusammenhängen und das Gerüst vervollständigen helfen, welches die Nervenfasern trägt. Den Kernen dieser Stützzellen verdankt der *Nervus opticus* sein schon bei kleinen Ver-

Fig. 427. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindembryo von 3,5 cm. Vergr. etwa 30mal. *o* Opticus (die Punkte und Striche bedeuten die Kerne der Stützsubstanz); *ha Vasa hyaloidea anteriora s. capsularia; hp Vasa hyaloidea propria s. posteriora; p Pigmentum nigrum; r* Retina mit der Ausbreitung des Opticus an ihrer innern Oberfläche; *m Musculi recti; scl Sclera; lc* Anlage einer Thränendrüse; *pp* hintere Augenlidcommissur; *pa* vordere Augenlidcommissur: *nl Canaliculus lacrymalis*; *mp Membrana pupillaris; i* Iris, *c* Cornea tiefe Lage (sclerale Schicht); *c'* Cornea oberflächliche cutane Lage mit dem Epithel. Die Falte einwärts der *Commissura medialis* der Lider ist die *Plica semilunaris* (*Membrana nictitans*).

grösserungen auffallendes (S. Fig. 427) längs- und zum Theil auch querstreifiges Aussehen und hat ausser Lieberkühn auch Manz diesen Kernreichthum richtig erkannt.

Mit diesem Baue gelangt der *Nervus opticus* an den *Bulbus*, dringt durch die Pigmentschicht durch bis an die innere Oberfläche der Retina und strahlt von hier aus in die Netzhaut aus, indem an der Eintrittsstelle in der Regel eine leicht trichterförmige Vertiefung, aber meinen Erfahrungen zufolge typisch keine grösseren Faltenbildungen oder Erhebungen am Rande der Vertiefung vorhanden sind (Fig. 427). An dieser Eintrittsstelle gehen alle zelligen Elemente der Stützsubstanz des Nerven bis zur innern, an die *Limitans* angrenzende Oberfläche des Nerven und verbreiten sich von hier aus noch etwas über den Bereich des Durchmessers des Opticus, um dann ganz und gar zu verschwinden. Somit bleibt zur Ausstrahlung in die Netzhaut nichts übrig als die vom *Tractus opticus* abstammenden Bündel kernloser feinster Fäserchen, und solche sind es nun in der That, die an der Aussenseite des Glaskörpers und der *Limitans primitiva* als oberflächlichste Lage der Netzhaut weiter ziehen und bis zum vorderen Ende der eigentlichen Nervenhaut sich verfolgen lassen.

So weit die Thatsachen, die, abgesehen davon, dass ich die Nervenfasern im Opticus in Form von kernlosen besonderen Bündelchen sehe, und die Angaben über die *Tractus optici* und ihre Ursprünge abgerechnet, im Wesentlichen mit den Beobachtungen von Lieberkühn stimmen. In der Deutung muss ich dagegen von diesem Forscher abweichen und schliesse ich mich, ebenso wie W. Müller, vollkommen der von His ausgesprochenen Vermuthung an, dass der Augenblasenstiel nur die Bahn darstellt, auf welcher die Opticusfasern weiter schreiten, und nicht selbst an der Bildung solcher sich betheiligt. In Betreff der Frage, wo die Opticusfasern entstehen, ob in der Retina oder im Gehirn, ist eine Entscheidung schwierig und habe auch ich, wie Lieberkühn, noch keinen Opticus gesehen, der nicht in seiner ganzen Länge Nervenfasern enthalten hätte. Dagegen lässt sich nachweisen, dass die Fasern des *Tractus opticus* früher da sind, als die im *Nervus opticus* und wird hierdurch die Entscheidung im Sinne der Vermuthung von His gegeben. Bei dem Schafembryo, von dem die Fig. 328 und auch die Figg. 311 und 312 stammen, war der Augenblasenstiel noch in seiner ganzen Länge hohl und bestand durch und durch aus den typischen spindelförmigen Elementen, die auch die Medullarplatte bilden, ohne Spur von Opticusfasern. Dagegen fanden sich solche Fasern an der Ausgangsstelle des Stieles vorn und hinten, welche in der gering vergrösserten Fig. 328 nicht dargestellt sind, in Form eines dünnen Beleges kern- und zellen-

freier Fasern, der an der vorderen Seite noch etwas auf den Anfang des Augenstieles überging. Eine Verfolgung dieser Fasern an höheren Schnitten ergab, dass dieselben in den oberen Theilen des Zwischenhirnes wurzeln und von da senkrecht gegen die Basaltheile dieses Hirntheiles herabsteigen. Ihr Verhalten an dieser Stelle habe ich nicht untersucht, und vermag ich nicht anzugeben, ob die *Decussation* schon ausgebildet war, nichtsdestoweniger stehe ich nicht an, diese Fasern für die Wurzeln der *Tractus optici* zu erklären, da die späteren als solche leicht zu erkennenden Opticuswurzeln genau ebenso sich verhalten wie sie. Ganz übereinstimmende Beobachtungen habe ich auch bei Kaninchen von 14 Tagen gemacht, bei denen die Augenblasenstiele ebenfalls noch hohl sind.

Dieser Erfahrung reiht sich die zuerst von Mihalkovics beim Hühnchen gemachte Angabe an, dass in der Retina die Opticusfasern von der Eintrittsstelle des Nerven aus gegen die Peripherie sich entwickeln. Am 6. Tage finden sich nach M. Opticusfasern nur im allerhintersten Theile der Retinalspalte, am 7. schon bis zur Mitte der Retina und am Ende des 8. Tages auch bis zum vorderen Ende. W. Müller hat diese Beobachtungen für *Petromyzon* bestätigt (l. i. c. Fig. 35) und ich habe beim Kaninchen genau dasselbe gefunden und schliesse mich in der Deutung der Thatsache an Mihalkovics an, wogegen W. Müller meint, dass das frühere Deutlichwerden der Opticusfasern an der Eintrittsstelle des Opticus nicht nothwendig beweise, dass dieselben hier auch zuerst entstanden seien.

Den angegebenen Thatsachen zufolge ist für mich die Frage nach der Entstehung des *Nervus opticus* entschieden. Derselbe wächst mit kernlosen feinsten Fäserchen (Axencylindern) aus der grauen Substanz des Zwischenhirns hervor zu einer Zeit, wo der Augenblasenstiel zwar im Begriff ist sich zu schliessen, aber doch noch hohl ist. An der Basis des Zwischenhirns angelangt, kreuzen sich die beiden *Tractus optici* unter gegenseitiger Durchflechtung und treten dann erst von hinten und oben her in den Augenblasenstiel ein, den sie anfänglich nur in seinen oberflächlichen Schichten und später in seiner ganzen Dicke durchziehen. Hier erhalten die Opticusfasern ein aus den Zellen des Stieles sich entwickelndes Gerüst als Umhüllung ihrer Bündel, welche Stütz- und Gerüstzellen den *Nervus opticus* bis zur Opticuspapille begleiten, von welcher an der Nerv dann wieder mit seinen anfänglichen kernlosen Faserbündeln in die Netzhaut ausstrahlt. In späterer Zeit gesellen sich dann zu dem primitiven Gerüste noch mesodermatische Elemente mit Gefässen, welche ein ähnliches Fächerwerk erzeugen, wie das ursprüngliche aus den Elementen der Medullarplatte entstehende Gerüst und

dasselbe auch möglicherweise zum Theil verdrängen. Doch enthält, wie Schwalbe im Handbuche der gesammten Augenheilkunde, Artikel Sehnerv (Bd. I S. 311) und Axel Key und G. Retzius in ihrem grossartigen Prachtwerke, Studien in der Anatomie des Nervensystems Bd. II S. 201 flgd. Taf. XXII, XXIV und XXV gezeigt haben, auch der fertige Opticus des Menschen noch eine grosse Menge einer zelligen Stützsubstanz um und zwischen den Opticusbündeln, die offenbar aus einer weiteren Entwicklung der embryonalen Stützsubstanz hervorgeht und somit von der Medullarplatte abstammt.

Unter den bei der Entwicklung des *Nervus opticus* ablaufenden Vorgängen ist der eigenthümlichste die Umbildung eines ganzen Abschnittes der embryonalen Medullarplatte, nämlich des Augenblasenstieles in indifferente Stützsubstanz, doch verliert dieselbe viel von dem Auffallenden, wenn man bedenkt, dass auch noch an vielen andern Orten grosse Bezirke der Medullarplatte zu nicht nervösen Theilen sich gestalten (Ueberzug der Adergeflechte, Ependyma, proximale Lamelle der secundären Augenblase, *Glandula pinealis*, Hypophysis hinterer Lappen), oder wenigstens reichliche Stützsubstanz in sich entwickeln, wie die Retina. Ein weiteres Ergebniss des hier Mitgetheilten ist, dass der *Nervus opticus* fürderhin nicht mehr als ein Nerv im gewöhnlichen Sinne, sondern als ein Hirntheil zu betrachten ist, ebenso wie die secundäre Augenblase und alles was daraus hervorgeht. Ich vergleiche den *Tractus opticus* und das *Chiasma* den *Radices nervi olfactorii*, den *Nervus opticus* dem *Tractus olfactorius*, und die primitive Augenblase dem *Bulbus olfactorius*. Der Unterschied zwischen beiden Apparaten liegt darin, dass die Nervenfasern im Geruchsorgane als *Nervi olfactorii* über den Bereich des Gehirns in das mittlere Keimblatt hineinwachsen, beim Sehorgane dagegen nicht, indem ihre Endapparate aus der Medullarplatte selbst sich bilden. Diese letztere Anordnung ist offenbar eine einfachere als die andere und darf wohl auch als eine primitivere Einrichtung bezeichnet werden.

Histologische Entwicklung der Netzhaut.

Ich füge nun noch einige Bemerkungen über die histologische Entwicklung der Netzhaut bei, ohne zu beabsichtigen, dieses Capitel hier in extenso abzuhandeln. Sobald die Netzhaut als solche deutlich wird, zeigt sie den Bau der Medullarplatte des Gehirns und Rückenmarks und besteht scheinbar aus zahlreichen Lagen spindelförmiger Zellen, von denen Babuchin, wie mir scheint, ohne genügende Anhaltspunkte behauptet, dass dieselben mit ihren Ausläufern alle die beiden Oberflächen der Haut erreichen, in welchem Falle somit eigentlich nur eine einfache Zellenlage da wäre. Nach innen wird diese primitive

Netzhaut begrenzt von der *Limitans* und an ihrer Aussenfläche gegen das Pigment zu erkennt man ebenfalls eine scharfe Grenzlinie, die *Limitans externa*, welche von den verbreiterten Enden gewisser Zellenausläufer gebildet zu werden scheint.

Die ersten Differenzirungen, die bei Säugethieren an dieser primitiven Retina auftreten, sind folgende: Erstens vergrössern sich die innersten zwei bis drei Reihen Zellen und erhalten grössere Kerne: zweitens bildet sich an der Aussenseite dieser Lage eine hellere dünne zellenarme Schicht, und drittens erscheint auch an der innern Seite der grösseren Zellen, die wir ohne weiteres als Nervenzellen bezeichnen wollen, eine Lage von feinen horizontalen Fasern, den Opticusfasern, die von mehr weniger deutlichen feinsten radiären Fäserchen durchzogen sind. Eine solche Retina zeigt somit von innen nach aussen 1) die *Limitans interna* als innerste Begrenzung, 2) die Opticusschicht, 3 eine dünne Nervenzellenlage, 4) eine dünne molekuläre Schicht, 5) eine dicke äussere Zellenlage aus dem Reste der früheren Zellen bestehend, und 6 eine *Limitans externa*.

In diesem Zustande verbleibt die Retina lange Zeit mit einziger Ausnahme dessen, dass sie sich verdickt, ihre Nervenzellen an Grösse zunehmen und die Opticuslage und die radiären Fasern an Deutlichkeit und Stärke gewinnen, bis endlich mit einer Umwandlung der äusseren mächtigen Zellenschicht die bleibenden Verhältnisse sich anbahnen. Aus dieser Lage nämlich gestaltet sich die Stäbchenschicht, die äusseren und inneren Körner und die Zwischenkörnerlage, von welchen Theilen die Stäbchen und Zapfen vor Allem die Aufmerksamkeit beanspruchen. Der von mir schon vor Jahren bei Bombinator gegebene Nachweis, dass diese Elemente durch Umgestaltungen einfacher Zellen (der äusseren Körner) entstehen (Mikr. Anat. II 1 S. 729 Fig. 424 1), ist durch die Beobachtungen von Babuchin bestätigt und bis zur vollen Erledigung der Frage weiter geführt worden, wie dies auch später M. Schultze und Krause anerkannten. Wie die Sachen jetzt liegen, bestehen nur noch insofern Zweifel, als man nicht weiss, ob man die Stäbchen und Zapfen als einfache Verlängerungen der äusseren Körner (ich, Babuchin) oder als Cuticularbildungen (M. Schultze, W. Müller) ansehen soll. Wenn diese Elemente, wie M. Schultze behauptet, W. Müller jedoch anders darstellt (l. i. c. p. 55), zuerst das Innenglied und dann erst das Aussenglied ansetzen, so wird durch diese Thatsache seine Deutung unmöglich gemacht, indem Cuticularbildungen stets nur an den tiefen Theilen wachsen, da wo sie mit den betreffenden Zellen verbunden sind, und nie an den freien Flächen. In der That scheint mir auch die gesammte Beschaffenheit der Elemente der Stäbchenlage wenig mit Cuticular-

bildungen gemein zu haben, obschon man zugeben kann, dass auch weiche solche Gebilde vorkommen.

Die Umbildung der äusseren Retinalagen, in Folge welcher die früher einfache äussere Zellenlage in die äusseren und innern Körner und eine Zwischenschicht sich sondert und aus der ersteren gegen die Pigmentlage zu die Stäbchen und Zapfen hervorwachsen, welche anfänglich als kleine Wärzchen über dem Niveau der *Limitans externa* sich erheben, scheint bei verschiedenen Geschöpfen in verschiedenen Zeiten aufzutreten. So gibt M. Schultze an, dass während beim Hühnchen, dem Menschen und den Wiederkäuern die Stäbchenschicht schon vor dem Ende des Fötallebens gut ausgebildet sei, die blindgeborenen Jungen des Kaninchens und der Katze sich anders verhalten und noch keine Spur der Stäbchenlage zeigen, eine Angabe, der jedoch Krause für die Katze widerspricht. Für weiteres Detail verweise ich auf die Untersuchungen von Babuchin, M. Schultze und W. Müller.

Anmerkung. In neuester Zeit hat Löwe vorläufige Mittheilungen über die Entwicklung der Netzhaut gemacht, die nur wenig Anknüpfungspuncte an die bisherigen Untersuchungen gestatten und zum Theil zu sehr auffallenden Ableitungen geführt haben, unter denen diejenige, dass die Stäbchen durch die mit der ersten Lichtwirkung auftretenden Pigmentzellenfortsätze aus einer zusammenhängenden Masse gleichsam heraus gebohrt werden, wohl am meisten Bedenken erregen wird, da man ja weiss, dass die Stäbchen beim Hühnchen vor dem Ausschlüpfen (nach Remak zwischen dem 9. und 18. Tage) und bei vielen Säugern vor der Geburt sich anlegen. Eine Verwerthung der Löwe'schen Angaben wird erst möglich sein, wenn dieselben in extenso vorliegen.

In der Arbeit von Würzburg (l. i. c.) werden an der Netzhaut von Kaninchenembryonen Faltenbildungen beschrieben und abgebildet (S. besonders Fig. 3), die ich nach meinen Erfahrungen für Kunstproducte halte. Es ist offenbar ungemein schwer, an etwas älteren fötalen Augen die Netzhaut und den Glaskörper intact zu erhalten und leiden auch meine Präparate an solchen Mängeln, die jedoch weniger bedeuten, wenn man sie als solche erkennt. Auch Lieberkühn hat in seiner vorzüglichen Arbeit sich nicht gescheut, solche Verhältnisse abzubilden.

Bergmeister beschreibt an der Eintrittsstelle des Opticus an Kaninchenembryonen eine Lage cylindrischer epithelähnlicher Zellen (Schenk's Mitth. I Taf. VII Fig. 6), die er als Fortsetzung der inneren (d. h. der eingestülpten) Opticuslamelle ansieht. Ferner soll die äussere Opticuslamelle in eine einschichtige Lage von Cylinderzellen übergehen, welche mit den Pigmentzellen der proximalen Wand der secundären Augenblase zusammenhänge. Endlich gibt B. an, »dass die Opticusfasern zuerst zwischen der inneren und äusseren Opticuslamelle an der Innenwand der primären Opticushöhle wahrnehmbar werden.« Dieser letzten Angabe widersprechen meine Erfahrungen auf das Entschiedenste. Nicht nur entstehen im ganzen centralen Nervensysteme nirgends in den die Höhle des Medullarrohres begrenzenden Wandungen, die wir die Ependymaschichten nennen wollen, Nervenfasern, sondern es verhält sich

auch der Opticus nicht anders und ist am hohlen Anfange des Augenblasenstieles von jungen Säugethierembryonen zur Zeit der Bildung der Opticusfasern an Sagittalschnitten leicht zu sehen, wie die Nervenfasern in den oberflächlichen Schichten des Stieles liegen. In einem merkwürdigen Falle, den man vielleicht als Missbildung zu bezeichnen hat, sah ich sogar dieses Verhalten in der ganzen Länge des Augenblasenstieles. Bei einem Schweineembryo von 33 mm war der Opticus der einen Seite vollkommen wie oben geschildert angelegt, der andere dagegen so zurück, dass der Augenblasenstiel hier noch in seiner ganzen Länge mit deutlichen Resten der Höhlung vorhanden war. Nichtsdestoweniger waren die Opticusfasern auch hier vorhanden, und fehlte selbst die Ausstrahlung in die Retina nicht, und da liess sich dann leicht nachweisen, dass diese Fasern nur in den oberflächlichsten Schichten des Stieles lagen. Was die epithelartigen Zellen von Bergmeister anlangt, so kann ich dieselben nur für Gerüstzellen des Opticus halten, nur habe ich dieselben an der Eintrittsstelle des Opticus nie in der Weise gesehen, wie B. sie abbildet. Was dagegen die oberflächlichen Zellen anlangt, so können hier die Stützzellen, wenn der Opticus etwas schrumpft, ein Ansehen gewinnen, das sie einem Epithel ähnlich macht. Ich muss jedoch auch hier nach meinen Ermittelungen darauf bestehen, dass der einmal angelegte Opticus nur mit der distalen Lamelle der Augenblase zusammenhängt.

Ueber das Chiasma und die Entwicklung des Opticus bei Fischen vergleiche man die Arbeit von Radwaner (l. i. c.), der die Opticusfasern zum Theil in loco entstehen, zum Theil aus dem Gehirn hervorwachsen lässt.

W. Müller begründet seine Annahme, dass bei *Petromyzon* der Opticus von der Retina aus gegen das Gehirn wachse, damit, dass eine hier an der Eintrittsstelle des Opticus vorhandene Kreuzung der Nervenfasern unbegreiflich wäre, wenn man annehmen wollte, die betreffenden Fasern bildeten sich vom Opticus aus in die Retina hinein, wogegen dieselbe bei der entgegengesetzten Annahme sich leicht erkläre. Ich gebe dies zu. So lange jedoch die Unmöglichkeit des centrifugalen Wachsthumes der Fasern nicht dargethan ist, sehe ich keinen Grund, die Annahme zu verlassen, die den Erfahrungen an höheren Thieren zufolge mir als die gesichertere erscheint.

Ich füge noch einige Angaben über den Opticus von Säugethieren bei. Zur Zeit, wo die Nervenfasern des Opticus auftreten, gehen die beiden Augenblasenstiele vom nahezu tiefsten Theile des Zwischenhirns wie von einer einfachen kleinen Erweiterung am Boden des 3. Ventrikels aus und ziehen, anfangs an der oberen Seite mit dem Zwischenhirn verwachsen, bogenförmig um die Basis desselben herum nach aussen. Nun wird der Augenblasenstiel vom Auge an gegen das Zwischenhirn zu solid, und gleichzeitig wachsen die Fasern der gekreuzten *Tractus optici* in den Stiel hinein, wo sie wie angegeben sich verhalten.

Bei den Embryonen aller von mir untersuchten Säuger (Schaf, Rind, Schwein, Kaninchen) ist die Kreuzung der Sehnervenfasern, nach Allem was ich ermitteln konnte, eine totale. Ausserdem finde ich an dieser Stelle auch quere Commissurenfasern der Sehhügel.

Der *Nervus opticus* misst

bei einem Schafe von 22 mm	0,16	: 0,18 mm
» » » » 35 mm	0,32	: 0,43 mm
» » Schweine von 22 mm	0,24	: 0,32 mm

bei einem Schweine von 33 mm		0,28 mm
» »	Rindsembryo von 35 mm	0,31—0.34 mm
» »	Kaninchen von 18 Tagen	0,32 mm

Bei dem älteren Schafembryo enthielt der Nerv in der Nähe der Decussation bereits Gefässe, weiter gegen das Auge zu dagegen fehlten dieselben.

§ 47.

Nebenorgane des Auges.

Augenlider.

Die Augenlider entwickeln sich, nachdem die Hornhaut sich gebildet hat, als Falten der den Augapfel umgebenden Haut und zwar nicht am Rande der Hornhaut, wie Manz angibt, sondern in bedeutender Entfernung hinter demselben ungefähr in der Gegend des Aequators des Bulbus oder selbst hinter demselben, wie meine Figur 428, die Fig. 32 von Lieberkühn und die Arnold'schen Abbildungen 6—10 erkennen lassen. Anfänglich aus gleichartigem Mesodermagewebe mit einem Ectodermaüberzuge bestehend, sondern sie sich langsam in eine mittlere festere und zwei oberflächliche lockerere Lagen, von denen jene später den *Musculus orbicularis palpebrarum*, den *Tarsus* und die Meibom'schen Drüsen in sich erzeugt, während die andern zur Haut und Bindehaut sich gestalten. Verfolgt man die Bindehaut der Augenlider auf den Aug-

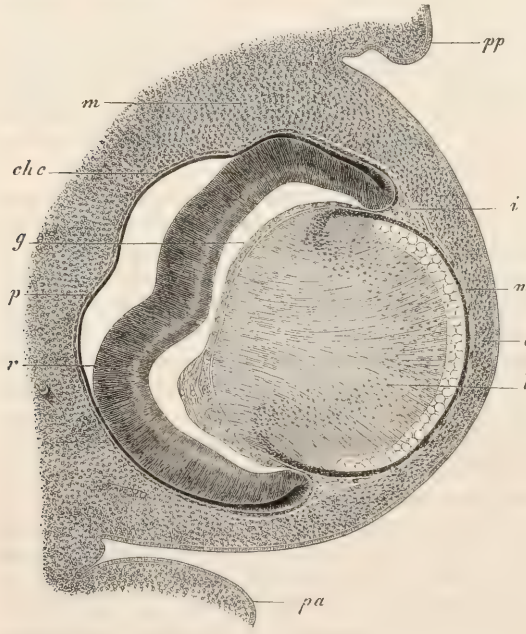


Fig. 428.

Fig. 428. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindes von 23 mm. Vergr. etwa 42mal. *pp* hinteres unteres Augenlid; *pa* Vorderes oberes Augenlid; *m* Mesodermen um das Auge herum noch ohne Differenzirung; *c* Anlage der Hornhaut sammt deren Epithel; *mp Membrana pupillaris; i* Irisanlage; *chc* Choriocapillarisanlage; *g* Glaskörper; *p Pigmentum nigrum* oder proximale Lamelle der secundären Augenblase; *r* distale Lamelle derselben vorwiegend Netzhaut.

apfel, so findet man, dass dieselbe in eine lockere Mesodermaschicht übergeht, die den vordersten Theil der Sclera bekleidet und der unmittelbar in die vordersten Hornhautschichten sich fortsetzt, die in vielen Fällen deutlich durch eine grössere Helligkeit und minder dichtes Gefüge von der Hauptmasse der Haut sich unterscheiden, welche letztere rückwärts in die Sclera übergeht (Fig. 423).

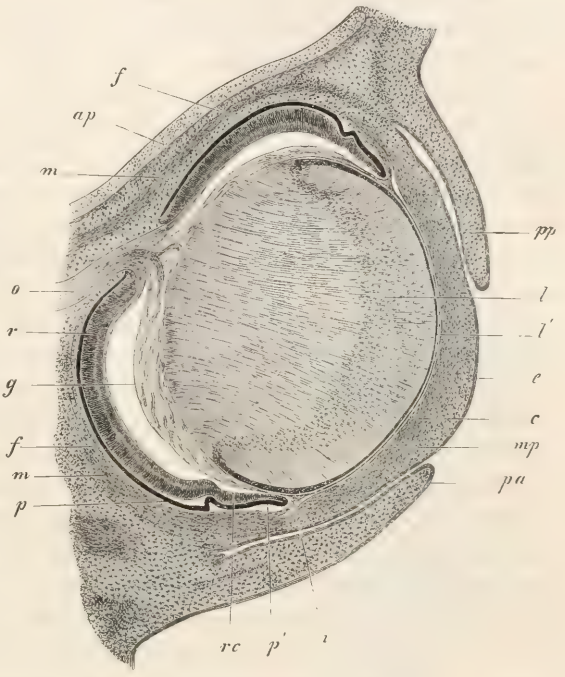


Fig. 429.

Ich betrachte die beiden zuletztgenannten Lagen als *Conjunctiva corneae* und *scleroticae* und schliesse mich somit denen an, die wie Manz und Waldeyer (s. Art. *Cornea* im Handb. d. ges. Augenheilkunde I. S. 470), gestützt auf die Entwicklungsgeschichte an der *Cornea* einen cutanen und einen scleralen Antheil unterscheiden, wobei jedoch zu bemerken ist, dass von einer scharfen Sonderung dieser Abschnitte keine Rede ist, wenn auch bei Embryonen die äussere lockere conjunctivale Lage leicht, jedoch in wechselnder Mächtigkeit und nie mit scharfen Grenzen, sich ablöst. Dem Gesagten zufolge ist es, wie auch J. Arnold sich ausspricht, unrichtig, wenn man, wie es meist geschieht, dahin sich äussert, dass die Conjunctiva am Hornhautrande aufhöre und nur deren

Fig. 429. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal. *o* Opticus; *ap Ala parva*; *r s*, *r i Rectus sup. et inferior*; *o i Oblig. inferior*; *p Pigmentum nigrum*; *r* Retina; *c h* Anlage der *Chorioidea*; *r s Pars ciliaris retinae*; *p i* vorderer Rand der secundären Augenblase oder Anlage des Irispigmentes; *g* Glaskörper, durch Schrumpfen von der Retina abgehoben, ausser hinten, wo die *Art. capsularis* als Fortsetzung der *Art. centralis retinae* erscheint; *i* Iris; *m p Membrana pupillaris*; *c* Cornea mit Epithel *e*; *p s Palpebra superior*; *p i Palpebra inferior*; *l* Linse; *l'* Linsenepithel.

Epithel auf die Cornea übergehe. — Bei gewissen Thieren, wie bei *Petromyzon* nach Langerhans und W. Müller ist sogar der cutane Theil der Cornea colossal ausgebildet und der sclerale nur durch die Descemet'sche Haut vertreten.

Bei dieser Gelegenheit bemerke ich, dass Manz (und Lorent, den Waldeyer citirt) auch eine dritte Schicht an der Cornea annimmt, die er, weil Fortsetzung der Chorioidea, als chorioideale bezeichnet und die nach ihm aus der Descemet'schen Haut und den angrenzenden Faserlagen der Hornhaut bestehen soll. Mit dieser Auffassung kann ich nicht übereinstimmen und bin ich der Meinung, dass einzig und allein die *Membrana pupillaris*, die ja ursprünglich, vor der Bildung der vorderen Augenkammer, mit der Hornhaut untrennbar zusammenhängt auf eine solche Bezeichnung Anspruch hat, nicht aber die Descemet'sche Haut, die nie Gefässe führt.

Wie man schon längst weiss, schliesst sich in einem gewissen Zeitpuncte des embryonalen Lebens, beim Menschen im 3.—4. Monate, die Augenlidspalte und tritt, wie wir durch Donders (Unters. ü. d. Entwicklung und den Wechsel der Cilien in Gräfe's Arch. Bd. IV S. 291 Tab. XIII Fig II) und Schweigger-Seidel (l. i. c.) erfahren haben, hierbei keine Verklebung ein, wie man früher annahm, sondern eine wirkliche Verwachsung der Epithelien beider Augenlidränder, so dass die Hornschicht derselben ein ungetheiltes Ganzes bildet. Bei gewissen Säugern wird, wie ich finde, diese Verwachsung durch eine frühzeitige Wucherung des Hornblattes eingeleitet und zeigten bei dem Embryo des Rindes, dessen Auge in Fig. 427 dargestellt ist, die Augenlider lange vor ihrer Verwachsung einen Epidermiswulst, der bis zu 0,11 mm Dicke besass. Beim Kaninchen zeigte sich am 18. Tage (Fig. 429), obschon die Lider schon gut entwickelt waren, von einem solchen epithelialen Wulste noch nichts, dagegen war mir auffallend, dass die Cornea in der Gegend der Lidspalte erheblich dicker war, als an den von den Lidern bedeckten Theilen, welcher Corneawulst sich verliert, sobald die Lider verwachsen. Am 19. Tage zeigten die Lider auch beim Kaninchen Epithelialwülste von 0,11 mm Dicke, und waren einander schon bis auf 0,27 mm nahe gerückt, doch war der Corneawulst noch sehr deutlich und hatte auch ein dickeres Epithel (von 23 μ) als die benachbarten Theile, bei welcher Gelegenheit ich bemerke, dass das Epithel der Cornea und Conjunctiva selbst bei Kaninchen von 20—23 Tagen nur aus zwei Zellenlagen, cylindrischen tieferen und abgeplatteten oberen Elementen, besteht und im Mittel 20 μ misst. Die Verwachsung der Lider tritt bei Kaninchen am 20. Tage auf und sind die in der 37 μ breiten Nahtstelle verschmolzenen Epidermiszellen anfangs klein, werden jedoch bis zum 23. Tage gross und blasig.

Während der Verwachsung der Augenlider entwickeln sich beim Menschen von der Nahtstelle aus in typischer Weise die Augenwimpern und die Meibom'schen Drüsen, wie dies Schweigger-Seidel in einer zierlichen Abbildung dargestellt hat, und bedingt möglicherweise das Hervortreten der Haare aus ihren Bälgen und des Secretes der genannten Drüsen die spätere Lösung der Lider, die beim Menschen meist vor der Geburt eintritt, doch bemerke ich, dass bei Kaninchen von 23 Tagen an der Nahtstelle des Lides noch keine Spur solcher Bildungen wahrzunehmen ist, obschon die Haut der Lider viele Haaranlagen besitzt.

Thränendrüsen.

Die Thränendrüsen entstehen nach Art der Speicheldrüsen, von denen später die Rede sein wird, als anfänglich solide Wucherungen des Epithels der Conjunctiva an der Umschlagsstelle und fällt beim Menschen ihre Bildung in den dritten Monat, um welche Zeit ihre anscheinend soliden Endigungen bis zu 0,1 mm messen und bereits eine sehr deutliche mesodermatische Hülle haben, welche auch in nebenstehender Figur (430) aus einer etwas späteren Zeit dargestellt ist.

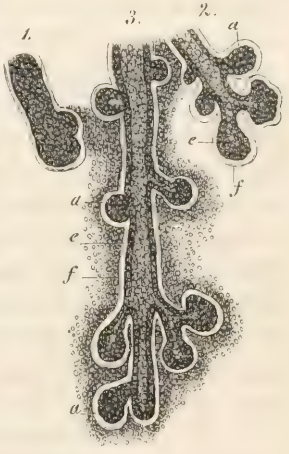


Fig. 430.

Bei Säugethieren ist die Entwicklung dieser Drüse an Horizontalschnitten von Augen leicht zu sehen (Fig. 427 *lc*). Dieselben legen sich als solide Sprossen an, werden nachträglich in den Stämmen hohl und öffnen sich nach aussen, während sie im Grunde durch Knospen fortwachsen. Hierbei zeigen jedoch, wie ich bei Rindsembryonen finde, die Enden stets Lumina und finden sich, obschon das Epithel hier allerdings sehr dick und cylindrisch ist, doch keine soliden Knospen, was vielleicht auch für den Menschen gilt. Beim Hühnchen erscheint die Thränendrüse nach Remak (Unters. S. 92 Taf. VI Fig. 87) am achten Tage als ein einfacher, hohler, aber noch nicht nach aussen mündender doppelwandiger Cylinder, der mit dem Epithel und der Faserschicht der Conjunctiva zusammenhängt und durch solide Sprossen an seinem Ende weiter wuchert, die erst in zweiter Linie z. Th. von sich aus, z. Th. von Seiten der schon vorhandenen Gänge aus hohl werden.

Fig. 430. Anlagen von drei Thränendrüsen eines viermonatlichen menschlichen Embryo etwa 60mal vergr. 1. Ganz junge Anlage in Gestalt eines soliden Zellenstranges mit einer Faserhaut. 2 und 3 etwas entwickeltere Drüschen und Höhlungen im Innern; *f* Anlage der bindegewebigen Hülle der Drüsen; *e* Epithel derselben von der Faserhülle etwas abstehend, was nicht ganz natürlich ist; *a* einzelne noch solide, eben in der Bildung begriffene Epithelialsprossen, die später zu hohlen Bläschen werden, wie solche auch zu sehen sind.

Thränenkanal.

In Betreff des Thränenkanales hat man bis jetzt seit Coste allgemein angenommen, dass derselbe keine Ausstülpung der Mundrachenhöhle sei, wie v. Baer seiner Zeit behauptete, sondern anfänglich in Gestalt einer Furche zwischen dem äusseren Nasenfortsatze und dem Unterkieferfortsatze auftrete, dann in zweiter Linie zu einem Kanale sich schliesse. Nun hat aber Born (l. i. c.) bei den Amphibien gefunden, dass der Thränengang durch Einwachsung und Abschnürung eines Epithelstreifens von der Nase bis zum Auge hin sich bildet, der dann ein Lumen bekommt und sich mit der Nasenhöhle in Verbindung setzt und erwächst so die Aufgabe, auch die Verhältnisse des Menschen und der Säugethiere neu zu prüfen. Ich habe mich dieser Aufgabe unterzogen, ohne zu einem anderen Ergebnisse zu kommen als früher und konnte ich weder beim Kaninchen, von dem mir fortlaufende Reihen vorlagen, noch auch bei andern jungen Embryonen von Schafen, Rindern und Schweinen eine Spur der Born'schen Epidermiseinstülpung finden, mit Bezug auf deren Existenz ich übrigens nicht den geringsten Zweifel habe. Da die Thränenkanäle an Embryonen von Säugern und des Menschen noch wenig untersucht wurden [Dursy bringt in seiner sonst so vollständigen Arbeit über das Gesicht nichts über den Thränenapparat und nur zwei wenig bedeutende Abbildungen (Tab. IV Fig. 14 und Tab. VII Fig. 8), und auch Ammon (No. 50 S. 176) behandelt diese Theile sehr stiefmütterlich], so theile ich über dieselben folgende Einzelnheiten mit.

Der Verschluss der Augennasenfurche oder Thränenfurche zwischen dem äusseren Nasenfortsatze und dem Oberkieferfortsatze (Figg. 430 *a* u. 398) geschieht beim Menschen in der Mitte des zweiten Monates, bei den Säugern ebenfalls früh, jedoch wie es scheint stets nach dem Verschlusse der Kiemenspalten, beim Kaninchen am 12. Tage. Etwas später müsste daher auch der Thränennasengang sichtbar werden, wenn derselbe mit dem Verschlusse der Furche zusammenhängt. Und dem ist in der That so, wie bei Säugethieren und auch beim Menschen leicht nachzuweisen ist.

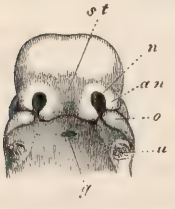


Fig. 430 *a*.

Beim Menschen ist der Thränengang im dritten Monate an Frontalschnitten des Kopfes mit Leichtigkeit zu sehen und misst 60—70 μ in der Breite, zeigt ein deutliches Lumen und ein Epithel mit zwei Zellenlagen wie die Epidermis. Die Thränenkanälchen sind auch schon vorhanden und etwas weiter als der Gang, dagegen habe ich

Fig. 430 *a*. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrössert. *u* Stelle wo der Unterkiefer sass; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *an* äusserer Nasenfortsatz; *n* Nasengrube; *st* Stirnfortsatz; *g* Ausstülpung der Rachenschleimhaut (Hypophysistasche).

über die Thränenpuncte aus dieser Zeit keine Erfahrung. In der 14. Woche ist der ganze Apparat schon mächtig entwickelt. Der Thränenkanal misst 0,14—0,19 mm in der Breite und zieht, im unteren Nasengange oben und lateralwärts dicht unterhalb der unteren Muschel beginnend, an der lateralen Seite des seitlichen Nasenknorpels durch die Weichtheile des Gesichtes ziemlich oberflächlich gegen das Auge empor, in welchem Verlaufe der Kanal mit dem an seiner lateralen Seite liegenden, aber noch sehr wenig entwickelten Stirnfortsatze des Oberkiefers in gar keine Berührung kommt. Was an diesem Thränenkanale besonders auffällt, ist einmal sein geschlängelter, unregelmässiger Verlauf und zweitens das Vorkommen einer grossen Anzahl unregelmässiger Aussackungen, die z. Th. wie besondere Anhänge erscheinen und vor Allem am unteren Ende des Kanales bis ungefähr zur Mitte stärker entwickelt sind, so dass selbst wie besondere Nebenorgane entstehen, deren Länge 0,28—0,42 mm misst. Der ganze Gang und alle seine Ausbuchtungen besitzen eine dünne Faserhaut und ein geschichtetes Pflasterepithel von 57—85 μ Dicke, dessen Dicke hauptsächlich auf Rechnung einer sehr entwickelten tiefen Lage senkrechter Zellen kommt, während die in mehrfachen Schichten vorkommenden oberflächlichen platten Zellen eine dünnere Lage darstellen.

Ein Thränensack ist um diese Zeit noch nicht vorhanden und gehen die Thränenkanälchen mit einfacher Mündung aus dem oberen Ende des Thränenganges hervor. Beide Kanälchen entspringen mit einem gemeinschaftlichen 0,11 mm breiten Gange, der nach kurzem Verlaufe in zwei sich theilt. Diese Aeste oder die Thränenkanälchen sind sehr gut entwickelt, der obere 1,28 mm, der untere 1,70 mm lang, und beide an der Umbiegungsstelle (*Ampulla* Sappey) am weitesten von 0,25—0,28 mm mit einem geschichteten Pflasterepithel bis zu 0,1 mm Dicke. Beide Kanälchen sind mit den Enden hackenförmig gekrümmt und so gestellt, dass sie sich so umgreifen, wie die Kiefer eines Diodon oder eines Tintenfisches, indem das längere untere Kanälchen um das kürzere obere herumgeht (auch beim Erwachsenen ist nach Huschke und Henle der obere Thränenpunct der Nase etwas näher als der untere). Hier macht dann auch die Augenlidspalte eine S-förmige Knickung. Schon um diese Zeit münden beide Kanälchen auf 0,11 mm verschmälert am Augenlidrande auf einer kleinen Papille aus oder erstrecken sich wenigstens bis zum Rande selbst.

Im 4. Monate (16. Woche) misst der Thränengang 0,16—0,21 mm und besitzt eine Menge grosser hohler Ausbuchtungen. Von den *Canaliculi lacrymales* ist das obere 2,13, das untere 2,56 mm lang; dieselben messen am breitesten Theile, an der Umbiegungsstelle, 0,34 mm und

steigt ihr geschichtetes Pflasterepithel an der convexen Seite auf 0,16 mm, während es an der concaven Seite nur 0,091 mm beträgt.

Endlich besitze ich noch einige Erfahrungen über 5 Monate alte Embryonen. Der Thränengang misst 0,19—0,22 mm und besitzt an seinem unteren Ende noch stärkere blinde Anhänge als früher. Der stärkste derselben ging lateralwärts ab, war gegabelt und in beiden Aesten 1,04 und 1,12 mm lang. Am obersten Ende des Ganges war nun in einer Erweiterung von 0,31 mm Breite die erste Andeutung eines *Saccus lacrymalis* gegeben, welcher die Einmündungsstelle der 2,28 und 2,7 mm langen Thränenkanälchen mit zwei blinden Zipfeln um 0,14 mm überragte.

Von den Verhältnissen der Säuger erwähne ich folgendes: Ein Kaninchenembryo von 16 Tagen zeigte den Thränengang nicht weiter als 0,037 mm mit zwei Zellenlagen, einer rundlichen aussen und einer ganz dünnen platten innen. Von Thränenkanälchen sah ich nichts. Bei einem Schafembryo von 27 mm misst der Thränengang 0,071 mm in der Breite und besteht seine Wand aus einer doppelten Zellenlage wie das Conjunctivalepithel. Die Thränenkanälchen sind etwas breiter und messen 0,11—0,14 mm im Durchmesser. Ein Schweinsembryo von 32 mm hat einen ebensolchen Kanal von 0,085 mm und Thränenkanälchen von 0,11 mm. Bei einem Schweinsembryo von 11 cm Länge endlich mass der Thränengang 0,28—0,39 mm, und der nun deutliche Thränensack 0,76 mm. Beide zeigten ein ähnliches geschichtetes Epithel, wie es oben vom Menschen beschrieben wurde, nur dass die tiefsten Zellen weniger lang waren. Vom Thränengange bemerke ich, dass derselbe 0,28 mm weit auf eine lange Strecke im unteren Nasengange dicht unter dem Epithel in ganz oberflächlicher Lage nach vorn verlief und mit seinem vordersten, 0,039 mm dicken Ende in auffallender, sonst nirgends gesehener Lage unter dem Knorpel der unteren Seitentheile der Nase und des Nasenbodens, den Dursy auf Taf. IV Fig. 5 darstellt, seine Lage hatte, um an einer von mir nicht untersuchten Stelle auszumünden (M. vergl. Walzberg, Ueber den Bau der Thränenwege der Haussäugethiere und des Menschen 1876). Ausserdem untersuchte ich auch noch die Thränengänge von Rindsembryonen bis zu 35 mm, und kann ich als Gesammtergebniss hervorheben, dass bei keinem der genannten Thiere die auffallenden Ausbuchtungen vorkommen, die oben vom Menschen geschildert wurden.

Wir haben oben angenommen, dass der Thränenkanal durch den Verschluss der früheren Thränenfurche entstehe. Hierbei erklärt sich die untere einfache Mündung leicht, nicht aber die Verhältnisse am oberen Ende, das Ausgehen in zwei Kanälchen. Wie diese entstehen, vermag ich nicht zu sagen, ich möchte aber, in Berücksichtigung der

frühen Entstehung und der Grösse der betreffenden Kanälchen bei jungen Embryonen, glauben, dass die Bildung derselben eine primitive ist, und dass die Thränenfurche schon vor ihrer Schliessung an der innern Augenseite angelangt, wie in zwei Furchen ausläuft, die das Auge umkreisen, von welchen der mediale Theil, indem vielleicht hier eine der späteren *Caruncula* und *Plica semilunaris* entsprechende Wölbung mithilft, zu den *Canaliculi lacrymales* verwächst. Wäre diese Deutung nicht die richtige, so wüsste ich keinen Ausweg, als die Kanälchen aus dem oberen Ende des Thränenganges hervorsprossen zu lassen, von dem man dann annehmen müsste, dass es vorher sich schliesst. Die fötalen Ausbuchtungen des Thränenkanales des Menschen sind bis auf weiteres nicht zu deuten, indem sich nicht annehmen lässt, dass die Schleimdrüsen des späteren Ganges aus denselben entstehen, da die letzteren in der Nasenhöhle überall als solide Epithelialsprossen entstehen.

Meibom'sche Drüsen.

Die Meibom'schen Drüsen habe ich in neuerer Zeit bereits bei vier monatlichen Embryonen gesehen in Form solider, 0,057—0,14 mm langer Wucherungen des Epithels der Augenlidränder (Siehe auch Donders und Schweigger-Seidel ll. s. cc.), die erst in zweiter Linie Höhlungen erhalten und wie die Thränendrüsen weiter wachsen.

Die Augenwimpern entstehen im verklebten Theile der Augenlider nach dem gewöhnlichen Typus (S. die Abbildungen bei Donders l. s. c. und Schweigger-Seidel).

Literatur des Auges.

Ausser den auf Seite 31 und den folgenden citirten Werken von Ammon (50), Arnold (53), Babuchin (66, 67), Barkau (67), Kessler (121), Kölliker (128), Lieberkühn (143), Manz (147), Mihalkovics (155), W. Müller (162), Richiardi (201), Schenk (216), Schöler (220) führe ich folgende Abhandlungen an:

Bergmeister, O., Zur vergl. Embryologie des Coloboms in Wiener Sitzungsber. 1875 Aprilheft. — Derselbe, Beitr. zur Entw. des Säugethierauges in Schenk's Mittheilungen Heft I. 1877 S. 63. — Born, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Leipzig 1877. — Hannover, Ad., Funiculus scleroticae, un reste de la fente foetale de l'œil. Copenhague 1876. — Hunt, D., On the early development of the ear and the eye in the pig. New-York 1877. — Kessler, L., Zur Entwicklung des Auges, Leipzig 1877, 4° mit 6 Tafeln. — Kuhnt, H., Zur Kenntniss des Pigmentepithels in Med. Centralbl. 1877 No. 19. — Kupffer, Die Entwicklung der Retina des Fischauges in Med. Centralbl. 1868 No. 51. — Lieberkühn, Zur Anatomie des embryonalen Auges in Marb. Sitzungsber. 1877 No. 8 Dec. — Löwe, Histiogenese der Retina in Med. Centralbl. 1877 No. 51, 52. — Derselbe, Ueber die Existenz eines lymphatischen Hohlraumes im hinteren Dritttheil des Glaskörpers. Ebenda 1878 No. 9. — Mihalkovics, Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse in M. Schultze's Arch.

Bd. XI S. 379. — Oppenheimer, S., Die Stäbchen in der Netzhaut von Froschembryonen in Schenk's Mittheilungen Heft II 1878 S. 163. — Potiechin, A., Ueber d. Zellen des Glaskörpers in Virch. Arch. 1878 S. 157. — Radwaner, Ueber die Entw. d. Sehnervenkreuzung in Schenk's Mittheilungen Heft I. 1877 S. 21. — Ritter, R., Zur Histologie der Linse in Arch. f. Ophthalm. Bd. 22 Abth. 2 S. 255 und Abh. 4 S. 26. — Sernoff, D., Zur Entwicklung des Auges im Medicinischen Centralbl. 1872 No. 13. — Schweigger-Seidel, Ueber die Vorgänge bei Lösung der miteinander verklebten Augenlider des Fötus in Virch. Arch. Bd. 37. — Würzburg, A., Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierauges, Wiesbaden 1876. Diss.

B. Gehörorgan.

§ 48.

Allgemeines. Primitives Gehörbläschen und erste Umwandlungen desselben.

Entwicklung des Gehörorgans im Allgemeinen.

Das Gehörorgan entwickelt sich auf den ersten Blick ähnlich wie das Auge und findet man auch bei diesem Organe eine Anlage, die vom Ectoderma ausgeht, dann einen Theil, welchen das Nervensystem liefert und endlich eine Mitbetheiligung des mittleren Keimblattes; es zeigen sich jedoch bei näherer Betrachtung sehr wesentliche Verschiedenheiten zwischen beiden Sinnesapparaten. Während nämlich das Auge ursprünglich als eine hohle Ausstülpung aus dem Medullarrohre auftritt, zeigt sich, dass der nervöse Theil des Gehörorganes (*Nervus acusticus, Ganglion acusticum*) niemals die Form einer hohlen, mit dem Hirnrohre zusammenhängenden Blase besitzt, sondern wie die andern gangliösen Kopfnerven als solide Bildung aus dem Hinterhirne hervorsprosst. Und was die vom äusseren Keimblatte herrührenden Bildungen anlangt, so stimmen dieselben zwar uranfänglich bei beiden Sinnesorganen in sofern überein, als sie hier wie dort nach aussen offene blasenförmige Einstülpungen dieses Keimblattes darstellen (Linsenblase, Gehörbläschen), die später sich abschnüren und zu geschlossenen Blasen sich umbilden, dagegen ist die weitere Gestaltung und Verwerthung dieser ectodermatischen Bildungen eine ganz verschiedene, indem die primitive Gehörblase niemals zu einem soliden, der Linse im Auge vergleichbaren Organe sich gestaltet, vielmehr zeitlebens hohl bleibt und in Verbindung mit aufgelagerten Theilen des Mesoderma unter Eingehung mannigfacher morphologischer Umgestaltungen alle wesentlichen Theile des Labyrinthes, d. h. die Vorhofsäckchen, den *Canalis cochlearis* sammt dem *Canalis reuniens*, die *Canales semicirculares membranacei* und den *Aquaeductus vestibuli* liefert. Angesichts dieser Verschiedenheiten fällt

es wenig ins Gewicht, dass das mittlere Keimblatt bei beiden Sinnesorganen in wesentlich übereinstimmender Weise Umhüllungen der beiden Hauptbestandtheile derselben erzeugt, in denen verschiedene Formen der Bindesubstanz zur Entwicklung kommen.

Wenn im Vorigen erhebliche Verschiedenheiten in der Anlage der nervösen Theile von Auge und Gehörorgan hervorgehoben wurden, so darf doch nicht unbeachtet bleiben, dass diese Unterschiede viel geringer erscheinen, wenn neben den höheren Wirbelthieren auch die niederen Vertebraten in den Kreis der Beobachtung gezogen werden. Bei gewissen Fischen entsteht nach Oellacher (Zeitschr. f. w. Zool. 23 S. 70 u. folgde) und Kupffer Entw. d. Ostseehärings S. 216) die primitive Augenanlage als ein solider Auswuchs aus dem ebenfalls noch mit keiner Höhlung versehenen Vorderhirn, der erst in zweiter Linie eine Höhlung erhält und steht einer solchen »Augenknospe« (Oellacher) der aus dem Hirn hervorwachsende Gehörnerv unstreitig viel näher, als der hohlen Augenblase der Säugethiere und Vögel, die übrigens nach Balfour auch den Elasmobranchiern zukommt, obschon nicht geläugnet werden soll, dass auch in diesem Falle beide Theile in der weiteren Umbildung ihre besonderen Wege gehen.

Aus der genannten Production des Ectoderma, dem Gehörbläschen und dem aus dem Hinterhirne hervorsprossenden gangliösen *Acusticus* entsteht das gesammte Labyrinth des Ohres unter Mitbetheiligung des mittleren Keimblattes, aus welchem die häutigen und die anfangs knorpeligen und später knöchernen Umhüllungen des innern Ohres hervorgehen. Zu diesen Theilen gesellen sich dann noch die erste Kiemenspalte, Theile der vorderen Kiemenbogen und gewisse Erzeugnisse der Haut dieser Gegend, aus welchen das mittlere und äussere Ohr und die Gehörknöchelchen sich aufbauen.

Primitives Gehörbläschen.

Nach dieser übersichtlichen Schilderung wende ich mich zu einer Darlegung des ersten Auftretens des Gehörbläschens und des Hörnerven.

Die erste Entwicklung des primitiven Gehörbläschens anlangend, so ist es schon längst bekannt, dass das Labyrinth ursprünglich in Gestalt eines einfachen rundlichen Bläschens, des Gehör- oder Labyrinthbläschens, auftritt (Fig. 431). Längere Zeit hindurch, ja bis in unsere Tage, galt es auch, gestützt auf die Erfahrungen von v. Baer, Rathke (Entw. d. Natter St. 16), Reichert (Entw. im Wirbelthierreich St. 121) und Bischoff (Entwicklungsg. St. 228), denen später auch H. Gray beistimmte (Phil. Trans. 1851. I. pag. 196), als Axiom, dass dieses Labyrinthbläschen ebenso wie die primitive Augenblase aus dem centralen Nervensysteme und zwar dem Nachhirne sich ausstülpe und eine Zeit lang mit demselben in offener Verbindung sei, und doch hatte schon

kurze Zeit nach v. Baer's ersten Mittheilungen (Entw. I.) der durch so viele feine Beobachtungen seiner Zeit voraneilende Huschke im Anfange der dreissiger Jahre (*Isis* 1831 St. 951) den Satz ausgesprochen, dass das Labyrinth des Ohres ursprünglich nur eine Grube der Haut sei, deren Ausführungsgang oder äussere Mündung beim Hühnerembryo am dritten

Fig. 431.

Tage sich schliesse. Die neueste Zeit hat nun in der That diese allerdings sehr aphoristische und daher wenig beachtete Mittheilung bestätigt. Zuerst erklärte Bischoff (Entw. d. Kaninchens St. 129 und Entwicklungsgesch. St. 567), dass nach seinen neueren Untersuchungen das primitive Ohrbläschen ursprünglich in keiner Verbindung mit dem Medullarrohre stehe, und dass er auch nie die allmälige Hervorbildung desselben aus dem Medullarrohre wahrgenommen habe, doch gelang es ihm nicht, die erste Entwicklung des Bläschens zu verfolgen und erwähnt er auch Huschke's Darstellung mit keinem Wort. Darauf folgte Remak (Unters. I. Lief. 1851. St. 1—40. Taf. I, II, VII), der ebenfalls ganz

Fig. 431. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 5mal vergr. Nach Bischoff. *a* Vorderhirn; *b* Zwischenhirn; *c* Mittelhirn; *d* dritte Hirnblase; *e* Auge; *f* Gehörbläschen; *g* Unterkieferfortsatz; *h* Oberkiefersatz des ersten Kiemenbogens, zwischen beiden der Mund; *i* zweiter Kiemenbogen, davor die erste Kiemenspalte; *k* rechtes Herzohr; *l* rechte, *m* linke Kammer; *n* Aorta; *o* Herzbeutel; *p* Leber; *q* Darm; *r* Dottergang mit den *Vasa omphalo-mesenterica*; *s* Dottersack; Allantois; *u* Amnion; *v* vordere, *x* hintere Extremität; *z* Riechgrube.

bestimmt aussprach, dass die Gehörbläschen keine Ausstülpungen des Medullarrohres sind (St. 18) und dieselben auch im Zustande offener nach aussen mündender und von dem Hornblatte ausgekleideter Bläschen wahrnahm, jedoch darin im Irrthume befangen war, dass er dieselben aus den Kopfplatten ableitete und ursprünglich als solide scheibenförmige Körper beschrieb. Nach diesen Vorarbeiten gelang es denn Remak selbst und Reissner ziemlich gleichzeitig und unabhängig von einander den Nachweis zu liefern, dass in der That die Labyrinthbläschen, wie Huschke schon angedeutet hatte, von Anfang an als Einstülpungen der Haut auftreten. Während jedoch Reissner (No. 196) dieselben durch

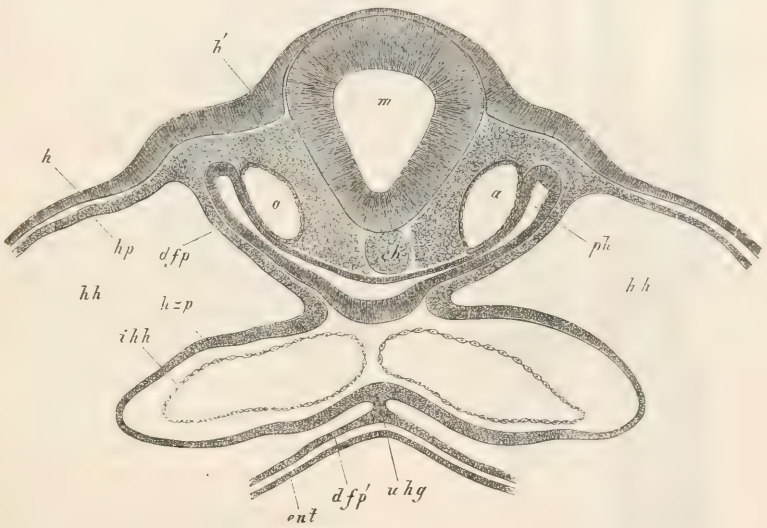


Fig. 432.

Einstülpung der ganzen Haut, *Cutis* und *Epidermis*, welche letztere bei Reissner nach Reichert als Umhüllungshaut bezeichnet ist, sich bilden lässt, leitete Remak (Unters. Heft II. 1851. St. 73 und 93 und Tab. III) dieselben nur vom Hornblatte ab und stellte ihre Bildung mit derjenigen der Linse in Eine Linie.

Fig. 432. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden. Vergr. 95mal. *m Medulla oblongata; h* Hornblatt; *h'* in Entwicklung begriffene Gehörgruben mit verdicktem Ectoderma; *a Aorta descendens; ph* Pharynx (Vorderdarm); *hp* Hautplatte; *hzp* Herzplatte (äussere Herzwand); *uhg* unteres Herzgekröse, übergehend in *dfp'* die Darmfaserplatte, die mit dem Ectoderma *ent* den vorderen Theil der Wand der Halshöhle *hh* bildet; *ihh* innere Herzhaut (Endothelialrohr) mit dem Septum.

Gehörbläschen des Hühnchens.

Wenn Jemand, der gewohnt ist, auch nur mit schwächeren Vergrösserungen embryologische Untersuchungen anzustellen, Hühnerembryonen vom Ende des zweiten und dem dritten Tage untersucht, so wird er sicherlich erstaunen, dass es so lange dauern konnte, bevor man über die Entwicklung des primitiven Ohrbläschens ins Reine kam, denn nichts ist leichter, als die Beobachtung desselben als eines gegen das Nachhirn abgeschlossenen, nach aussen ausmündenden Säckchens. Verfolgen wir den Vorgang bei der Bildung desselben beim Hühnchen genauer, so zeigt sich, dass in der zweiten Hälfte des zweiten Tages zu beiden Seiten des Kopfes, ungefähr der Mitte des Nachhirns entsprechend, zwei seichte Grübchen entstehen, welche zusehends tiefer in die Kopfwand sich eingraben, und am Ende des zweiten Tages schon als zwei ziemlich tiefe Gruben mit einer engeren Mündung erscheinen. Ueber die eigentliche Lage und Bildung dieser Gruben geben Querschnitte (Fig. 432 *h'*), wie sie schon Reissner und Remak abgebildet haben und Längsschnitte (Fig. 433 *g*), vollkommenen Aufschluss und

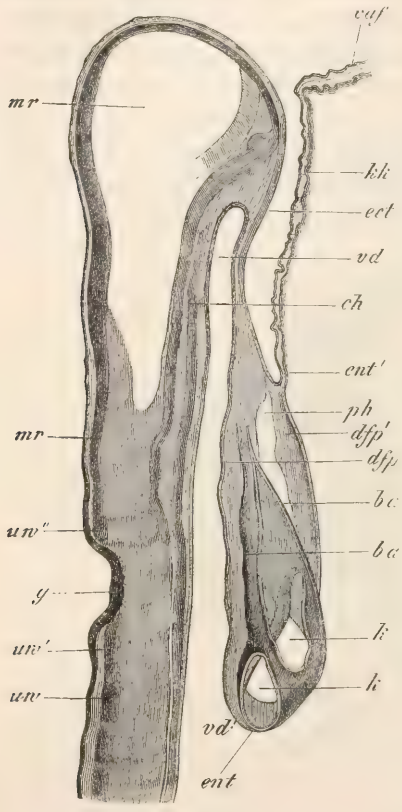


Fig. 433.

Fig. 433. Längsschnitt durch den Kopftheil eines 38 Stunden alten Hühnerembryo neben der Mittellinie und z. Th. in derselben. Vergr. 69mal. *uw* erster Urwirbel; *uw'* Urwirbel ähnliches Segment hinter der Gehörgrube *g*; *uw''* Urwirbel ähnlicher Körper vor der Gehörgrube, der von einem Ganglion und zwei Nerven gebildet wird (G. Gasseri?); *ch* Chorda; *mr* Medullarrohr, *vd* vorderes Ende des Vorderdarms (Schlund); *vd'* vordere Darmpforte, Eingang in den eigentlichen Vorderdarm; *ent* Entoderma des Vorderdarmes, übergehend in *ent'* das Entoderma der Kopfkappe *kk*, an der hier keine Lage des mittleren Keimblattes vorhanden ist; *ect* Ectoderma am Kopfe in *vAf* die vordere Amnionfalte übergehend, die nur aus dem Hornblatte besteht; *ph* Parietalhöhle (Halshöhle), die das Herz enthält; *ba* vordere und hintere Begrenzung des *Bulbus aortae*; *k* Herzkammer zweimal angeschnitten; *dfp* Darmfaserplatte des Vorderdarmes; *dfp'* Darmfaserplatte der vorderen unteren Wand der Parietalhöhle.

erkennt man an solchen, dass die Anlagen der Ohrbläschen ziemlich genau in der Höhe der oberen Hälfte des Medullarrohres an der dorsalen Seite des hintersten Kopfendes ihre Lage haben und somit in der Gegend der Urwirbelplatten und nicht der Seitenplatten ihren Ursprung nehmen. Ferner ergibt sich sehr bestimmt, dass die Ohrbläschen anfangs weitoffene Einbuchtungen darstellen, deren Längsaxe derjenigen des Medullarrohres parallel läuft, sowie dass das dieselben auskleidende Hornblatt auffallend verdickt und scheinbar aus mehrfachen Schichten langgestreckter Zellen zusammengesetzt ist.

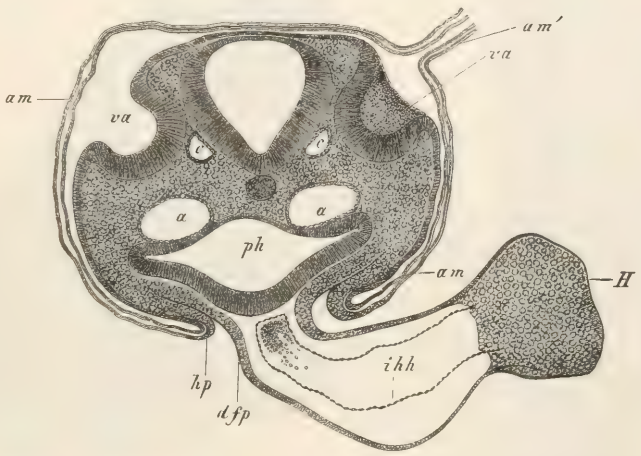


Fig. 434.

Im weiteren Verlaufe werden nun die Gehörgruben bald tiefer und dringen allmälig so weit in den Rücken hinein, dass ihr Grund mit den tiefsten Theilen des Medullarrohres in Einer Höhe steht, während zugleich eine dünne Lage Mesoderma die beiden Theile scheidet und von oben her der aus dem Medullarrohre hervorsprossende *Acusticus* von vorn an die Gehörgrube sich anlegt (Siehe die Figg. 379 und 434). Flächenansichten aus dieser Zeit (Fig. 435) zeigen zugleich, dass die

Fig. 434. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal. *Am* Amnion mit seinen zwei Lamellen; *am'* Amnionnaht, nicht ganz ausgezeichnet auf der rechten Seite des Kopfes gelegen; *va* Gehörgruben weit offen; *a Aortae descendentes*; *c* Wurzel der *Vena cerebralis inferior*; *hp* Hauptplatte der seitlichen Leibeswand in das Amnion übergehend; *ph* Pharynx; *dfp* Darmfaserplatte des Schlundes in die äussere Herzhaut übergehend und ein hinteres Herzgekröse darstellend; *H* Herz; *ihh* innere Herzhaut (Endothel).

sich vertiefende Gehörgrube zwar noch in der Längsrichtung etwas entwickelter ist, aber doch schon in eine rundliche Form überzugehen beginnt.

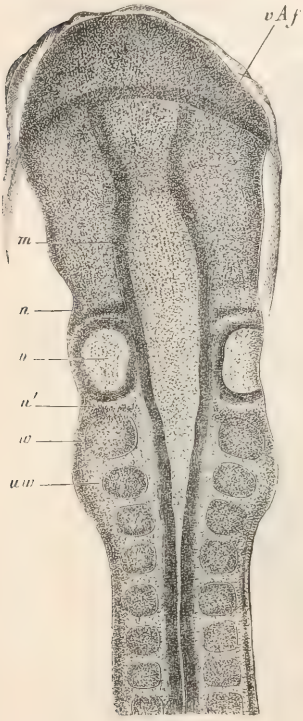


Fig. 435.

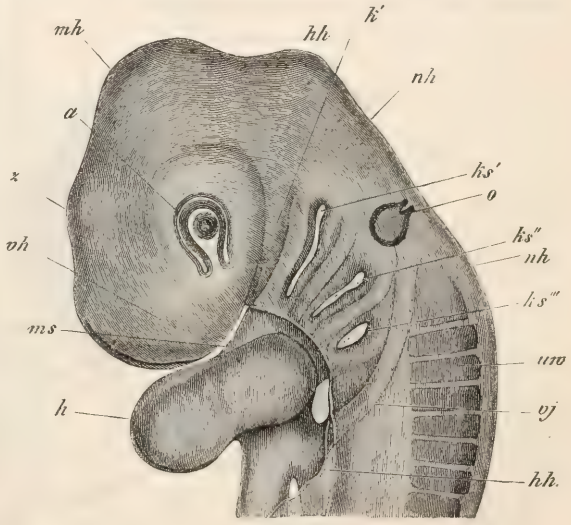


Fig. 436.

Am dritten Tage, an welchem beim Hühnerembryo die Kopfkrümmung rasch sich entwickelt, erkennt man die Ohrbläschen in der seitlichen

Fig. 435. Das vordere Leibesende eines Hühnerembryo von 2 Tagen etwa 40mal vergr. *vAf* Vordere Amnionfalte, den Kopf schon etwas bedeckend (Kopfscheide); *uw* erster Urwirbel; *m* Mittelhirn; *n* Nervenanlage vor dem Gehörbläschen (Facialis?); *n'* Nervenanlage dahinter (Glossopharyngeus?); *o* Ohrgrübchen; *w* wirbelähnliche Masse dicht hinter demselben.

Fig. 436. Vorderer Theil eines Hühnerembryo des 3. Tages. 25mal vergr. *vh* Vorderhirngegend; *z* Zwischenhirngegend; *mh* Mittelhirngegend, Scheitelhöcker; *hh* Hinterhirngegend; *nh* Nachhirngegend, Nackenhöcker; *a* Auge mit Augenspalte, hohler Linse mit noch offener Linsengrube; *o* Ohrbläschen, birnförmig, nach oben noch offen; *ks'*, *ks''*, *ks'''* 1., 2., 3. Kiemenspalte; *m* Gegend der Mundöffnung; *ks'* erster Kiemenbogen (Unterkiefergegend); *uw* Urwirbel; *vj Vena jugularis*; *h* Herz; *hh* Schnittrand der entfernten, das Herz bedeckenden vorderen Halswand (Herzkappe).

Ansicht leicht (Fig. 436) und befinden sich dieselben in der Höhe des nun entstandenen zweiten Kiemenbogens und der zweiten Kiemenspalte. Die Oeffnung derselben ist immer noch deutlich als eine runde, mehr nach dem Rücken zu gelegene Lücke, doch wird nun dieselbe immer enger und schliesst sich am Ende dieses Brüttages ganz, während zugleich die Bläschen eine leicht birnförmige Gestalt mit dem breiteren Theile nach unten oder vorn annehmen. Am vierten Tage sind dieselben ganz abgeschnürt und zeigen nun, wie Remak ganz richtig angegeben hat, ausser der vom verdickten Hornblatte herrührenden Wand, die ganz und gar aus mehrschichtigen länglichen Zellen besteht, keine Spur einer anderen Hülle, so dass mithin, gerade wie bei der Linse, auch hier, wenigstens beim Hühnchen, nur die äussere Lage der Haut oder das Epidermisblatt bei der Abschnürung betheiligt erscheint.

Gehörbläschen der Säugethiere

Was die Gehörbläschen der Säugethiere anlangt, so ist durch zahlreiche Beobachtungen verschiedener Autoren und vor Allem durch Bischoff seit langem festgestellt, dass auch hier das Labyrinth in Gestalt eines rundlichen Bläschens zu beiden Seiten des Nachhirns auftritt, doch fehlten bis vor Kurzem alle Beobachtungen über die erste Entwicklung und Zusammengehörigkeit desselben. Diese Lücke ist nun durch die Erfahrungen von Hensen (Arch. f. Ohrenheilkunde Bd. VI. 1873 S. 4 Taf. I Fig. 5), A. Böttcher und mir ausgefüllt und hat sich ergeben, dass die Verhältnisse der Säuger aufs engste an die des Hühnchens sich anschliessen. Bei einem Hundeembryo von 0,8 cm Länge sah

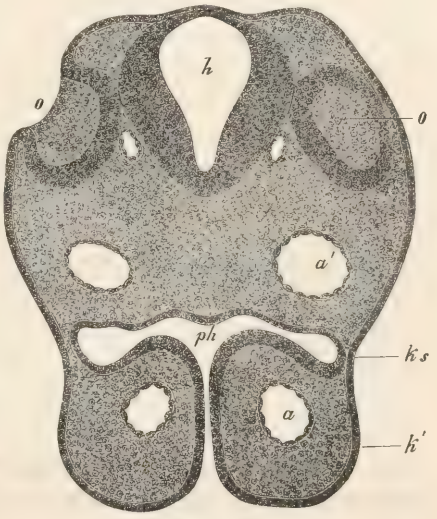


Fig. 437.

Fig. 437. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal. *o* Offenes Gehörgrübchen, von dem verdickten Hornblatte ausgekleidet; *o'* dasselbe Grübchen der anderen Seite, so getroffen, dass die Mündung nicht sichtbar ist; *h* Hinterhirn; *ph* Pharynx, durch eine Spalte zwischen den Unterkieferfortsätzen *k* des ersten Kiemenbogens nach aussen mündend; *ks* Gegend der ersten Kiemenspalte, hier durch das aneinandergrenzende Ectoderma und Entoderma geschlossen; *a Arcus aortae I; a' Aorta descendens* oder hinterer Theil des ersten *Arcus aortae*. — Die Chorda war an diesem Schnitte nicht deutlich und ist nicht dargestellt.

Böttcher (Taf. I Fig. 6) eine wenn auch im Verschlusse begriffene, doch noch mit einer grösseren Mündung versehene Gehörblase und ich habe beim Kaninchen alle Stadien der ersten Bildung und des allmäligen Verschlusses der Gehörbläschen wahrgenommen, von welchen die Figg. 437 und 438 zwei auffallende Formen darstellen, über welche schon auf den Seiten 300 und 301 berichtet wurde, so dass nur noch folgendes

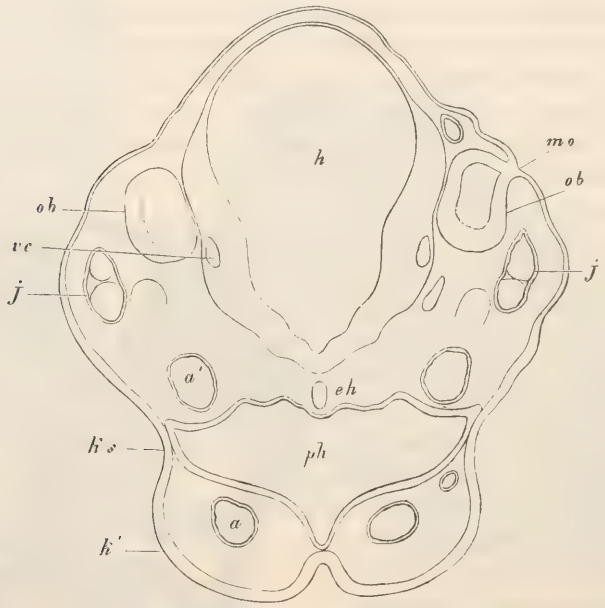


Fig. 438.

ergänzend zu erwähnen ist. Einmal verdient Beachtung, dass auch beim Säugethiere das Gehörbläschen während und bei seiner Abschnürung keine besondere mesodermatische Hülle besitzt, was am bestimmtesten daraus hervorgeht, dass um diese Zeit die mediale Wand des Bläschens und das Hinterhirn unmittelbar aneinanderstossen. Erst nach der Abschnürung schiebt sich hier, und wie mir schien, vor Allem von der Ventralseite her, eine dünne Lage des mittleren Keimblattes zwischen beide Theile hinein, so dass von nun an das Gehörbläschen,

Fig. 438. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal. *h* Hinterhirn; *ph* Pharynx, durch eine Spalte zwischen den Unterkieferfortsätzen *k* des ersten Kiemenbogens nach aussen mündend; *ks* Gegend der ersten Kiemenspalte; *a Arcus aorta I*; *a' Aortae descendens*; *ch* Chorda; *j Vena jugularis*; *vc* Hirnvene; *ob* Ohrblase; *mo* letzter Rest ihrer Mündung nach aussen.

abgesehen von der Stelle wo der Gehörnerv zutritt, ganz vom Mesoderma umgeben ist. Noch später endlich differenzirt sich, wie wir unten sehen werden, aus diesem Keimblatte ebenso wie am Gehirn eine besondere, dünne, aus abgeplatteten Zellen gebildete Hülle, die Anlage der bindegewebigen Hüllen des Labyrinthes.

Zweitens die Zusammensetzung der Wand des Gehörbläschens des Kaninchens anlangend, bemerke ich, dass dieselbe an den dickeren, an der ventralen und medialen Seite gelegenen Stellen auch auf feinen Schnitten durch die Lage der Kerne den Eindruck gewährt, als ob dieselbe aus mehreren (2—3) Lagen verlängerter Zellen zusammengesetzt sei, nichts destoweniger muss auch hier die Möglichkeit im Auge behalten werden, dass alle Zellen mit ihren Ausläufern beide Flächen erreichen. Nach einer oberflächlichen Lage abgeplatteter Elemente, wie sie bei der offenen Linsengrube sich findet, habe ich bisher bei der Gehörblase vergeblich gesucht, doch will ich nicht unterlassen hervorzuheben, dass die scharfe Begrenzung der innern Oberfläche der Wand dieser Blase den Gedanken an eine solche Schicht nahe legt.

Gehörbläschen des Menschen.

So viel von den Säugethieren. Was nun den Menschen anlangt, so ist durch zahlreiche Beobachtungen verschiedener Autoren hinreichend nachgewiesen, dass auch hier das Labyrinth in Gestalt eines rundlichen Bläschens zu beiden Seiten des Nachhirns auftritt (siehe die Figg. 231, 232 nach Thomson und Fig. 233), doch fehlen bis jetzt alle und jede Beobachtungen über die erste Entwicklung und die feinere Zusammensetzung dieses Bläschens. Auch ich bin leider nicht im Stande, diese Lücke ganz auszufüllen, immerhin kann ich mittheilen, dass das Labyrinthbläschen eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, dessen Gestalt allerdings schon nicht mehr ganz die primitive war (s. Fig. 439) von einer einzigen dicken (von 45—67 μ) Membran umgeben war, die wie die des Hühnchens ganz

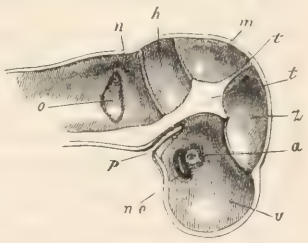


Fig. 439.

Fig. 439. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrössert dargestellt. *a* unbestimmt durchschimmerndes Auge; *no* hohler platter *Nervus opticus*; *v*, *z*, *m*, *h*, *n* Gruben der Schädelhöhle, die das Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn enthalten; *t* mittlerer Schädelbalken oder vorderer Theil des *Tentorium cerebelli*; *t'* seitlicher und hinterer Theil des *Tentorium*, jetzt noch zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn gelegen; *p* Ausstülpung der Schlundhöhle, die Rathke früher mit der Bildung der *Hypophysis* in Zusammenhang gebracht; *o* primitives Gehörbläschen mit einem oberen spitzen Anhang, durchschimmernd.

und gar aus länglichen epithelartigen Zellen bestand, und wohl unzweifelhaft vom abgeschnürten Hornblatte herrührte. In Anbetracht dieses Umstandes und gestützt auf die Beobachtungen an Säugethieren, wird es wohl erlaubt sein anzunehmen, dass die erste Bildung des Gehörbläschens auch beim Menschen eben so vor sich geht, wie bei den Säugethieren und beim Hühnchen.

Weitere Umwandlungen des Labyrinthbläschens.

Wir wenden uns nun zur Schilderung der weiteren Entwicklung des Labyrinthbläschens, die besonders durch die Untersuchungen von Rathke bei der Natter und von Reissner beim Hühnchen bekannt geworden ist, welche Erfahrungen später durch meine eigenen Untersuchungen (Erste Aufl.), sowie durch diejenigen von Middendorp (l. i. c.) und vor Allem von A. Böttcher (No. 83) erweitert worden sind. Die erste Veränderung, welche das Bläschen nach seiner Schliessung oder gleichzeitig mit dieser erleidet, ist die, dass es eine deutlich birnförmige oder keulenförmige Gestalt annimmt und dann in zwei Theile, einen unteren mehr rundlichen und einen oberen länglichen Abschnitt, der wie ein Anhang des ersteren erscheint, sich scheidet. Dieser Anhang wandelt sich nach Rathke bei der Natter in ein gestieltes, kolbenförmiges, mit dem Vorhofe verbundenes Säckchen um, welches später einen Brei von Krystallen von kohlensaurem Kalk enthält und noch beim erwachsenen Thiere, von der Schuppe des Hinterhauptsbeines eingeschlossen, zu sehen ist; es ist jedoch Rathke der Ansicht, dass dieser Anhang des Vorhofes, der nach ihm auch bei den Eidechsen sich findet, bei den höheren Thieren vollkommen fehle und nur noch an dem von E. H. Weber bei den Plagiostomen beschriebenen, vom Vorhofe zum Schädeldache aufsteigenden kalkhaltigen Kanale ein Analogon habe. In dieser Beziehung hat der vortreffliche Forscher geirrt und haben sowohl Reissner als Remak gezeigt, dass auch beim Hühnchen eine ähnliche Aussackung des Labyrinthbläschens sich findet, die dann nach Reissner bei älteren Embryonen mit ihrem erweiterten Ende mit der *Dura mater* sich verbindet und ihren Stiel durch den *Aquaeductus vestibuli* zum Vorhofe sendet. Auch die Säugethiere besitzen einen ähnlichen Anhang des Labyrinthbläschens, worauf zuerst Reissner die Aufmerksamkeit gelenkt hat. In der That kennt man schon längst bei diesen Geschöpfen einen stielartigen oberen Fortsatz des primitiven Ohrbläschens (man vergl. Bischoff Kaninchenei Fig. 66, Hundeei Fig. 41 B, C, 42 B und in diesem Werke Figg. 175—178), es wurde derselbe jedoch allgemein nach dem Vorgange von Bischoff für den Gehörnerven gehalten, bis Reissner (l. c. pag. 28) seine Uebereinstimmung mit dem Labyrinthanhange (*Recessus labyrinthi R.*) des Hühnchens darthat, worauf derselbe dann auch von mir, Middendorp und Böttcher gesehen und genauer beschrieben wurde.

Anhang des Labyrinthes, *Recessus labyrinthi*, Reissner.

Beim Menschen endlich habe ich zuerst vor Jahren (1. Aufl.) bei einem vier Wochen alten Embryo den betreffenden Gang sehr schön ausgeprägt gefunden (Fig. 443), und aus diesem Grunde schon damals die Vermuthung ausgesprochen, dass der *Recessus labyrinthi* bei den Wirbelthieren eine, wenn auch vielleicht nicht allgemeine, doch sehr verbreitete Erscheinung sei, eine Aufstellung, die durch alle späteren Untersuchungen ihre Bestätigung fand, in welcher Beziehung vor Allem auf die schönen Untersuchungen von Hasse (Anatom. Studien IV) und Retzius (Anatom Unters., Stockh. 1872) zu verweisen ist.

Der *Recessus labyrinthi sive vestibuli* entwickelt sich an der dorsalen und medialen Seite des primitiven Gehörbläschens und findet sich schon in der Fig. 438 in den ersten Spuren an einem Bläschen, dessen Mündung eben im Schlusse begriffen ist. Somit entspricht der *Recessus* nicht dieser Verschlussstelle, wie ich vor Jahren es als Vermuthung aussprach und bleibt eine Angabe Reissner's, derzufolge der *Recessus* in einzelnen Fällen durch eine feine Mündung nach aussen geöffnet sein soll, vorläufig unverständlich, wenn sie nicht auf einer Verwechslung der beiderlei Bildungen beruht.

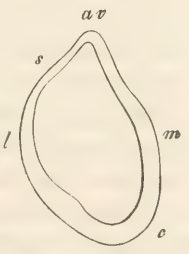


Fig. 440.

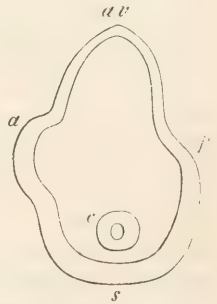


Fig. 441.

In weiterer Entwicklung nimmt der *Recessus* bei Kaninchenembryonen die Form an, die die Figg. 440 und 441 wiedergeben, an welchen zugleich die Fortschritte in der Ausbildung des Gehörbläschens überhaupt zu erkennen sind. Die Fig. 440 zeigt im Frontalschnitte von einem 10tägigen Embryo ausser dem *Resessus a v* bereits bei *s* eine erste schwache Andeutung des *Canalis semicircularis superior* und bei *c* der *Cochlea* oder des *Canalis cochlearis*. Am Sagittalschnitte (Fig. 441) des Gehörbläschens eines 14tägigen Embryo erkennt man die starke Entwicklung des *Recessus vestibuli* im

Fig. 440. Gehörbläschen eines Kaninchenembryo von 10 Tagen im Frontalschnitte 66mal vergr. *av Recessus vestibuli; s* Anlage der *Canalis semicircularis superior; c* Anlage des *Canalis cochlearis; l* laterale, *m* mediale Seite, erstere auffallend gegen die *Cochlea* zu verdickt.

Fig. 441. Sagittalschnitt des Gehörbläschens eines Kaninchenembryo von 14 Tagen, 63mal vergr. *av Aquaeductus s. Recessus vestibuli; a Canalis semicircularis anterior; p Canalis posterior; c* querdurchschnittene Spitze des *Canalis cochlearis*; *s* Anlage des *Sacculus*.

Diameter antero-posterior, ferner sind nun der vordere und der hintere halbkreisförmige Kanal in ihren Anlagen bei *a* und *p* besser ausgeprägt, endlich stellt der *Canalis cochlearis* an seiner Spitze eine ziemlich enge Aussackung dar, die bei *c* quer getroffen ist und mit der Anlage des *Sacculus s* zusammenhängt, während der Theil des Labyrinthbläschens, an dem die Ausbuchtungen *a* und *p* sitzen, dem *Utriculus* oder *Alveus communis* entspricht.

Zum besseren Verständnisse dieser Figur und der Form des primitiven Gehörbläschens in diesen frühen Stadien überhaupt, wolle man nun noch die Fig. 442 herbeiziehen, die einen Horizontalschnitt (quer auf die verticale Axe der Figg. 440 u. 441) durch die tiefsten Theile des Gehörbläschens eines 11tägigen Kaninchenembryo darstellt. Diese Figur zeigt, dass das Bläschen in dieser Zeit im *Diameter antero-posterior* eher etwas ausgedehnter ist, als im queren Durchmesser, und endlich dreieckig von Gestalt erscheint. Die dickste Wand des Ganzen liegt an der vorderen Seite gegen das nicht bezeichnete *Ganglion* des *Acusticus* zu und stellen die zwei hier wahrnehmbaren Ausbuchtungen *s* und *c* die Anlagen des *Sacculus* und des *Canalis cochlearis* dar, während die gerade nach hinten stehende Aussackung wahrscheinlich dem *Canalis semicircularis posterior* entspricht und die an der medialen Seite derselben gelegenen kleinern Ausbiegungen zum *Recessus vestibuli* führt.

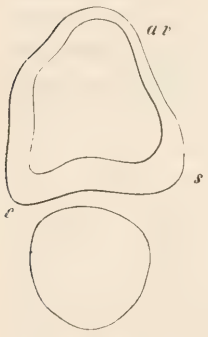


Fig. 442.

Ungefähr auf demselben Stadium, wie die Fig. 441, befindet sich auch das in der Fig. 443 dargestellte Ohrbläschen oder häutige Labyrinth, wie dasselbe nun schon genannt werden kann, des früher erwähnten 4 Wochen alten menschlichen Embryo, das ich auf beiden Seiten zu isoliren im Stande war und jetzt noch aufhebe.

Fig. 443 *B* zeigt das Labyrinth der rechten Seite von aussen; *v* ist das primitive Vorhofssäckchen (*Saccus vestibuli primitivi*), das bei *c s* eine rundliche Aussackung, die Anlage des äusseren halbkreisförmigen Kanals zeigt und in dieser Ansicht ohne scharfe Grenze in die Schnecke *c* übergeht. Nach oben und vorn ragt der bedeutende Vorhofsanhang oder der

Fig. 442. Horizontalschnitt durch die tieferen Theile des Gehörbläschens eines Kaninchenembryo von 11 Tagen. Vergr. 59. *s Sacculus* an der vorderen lateralen Seite gelegen; *c* Anlage des *Canalis cochlearis*, davor das *Ganglion acustici*. Die hinteren Ausbuchtungen des Gehörsäckchens sind die grössere wahrscheinlich der *Canalis posterior*, die kleinere mediale *a v* der tiefste Theil des *Recessus vestibuli*.

Recessus vestibuli hervor. In der Ansicht von hinten (Fig. 443 *A*) erscheint das Labyrinth etwas abgeplattet, mit leicht medianwärts gebogenem *Recessus vestibuli*, einer deutlicher abgesetzten mit dem Ende lateralwärts gekrümmten Schnecke, d. h. dem *Canalis cochlearis* und zwei Anlagen halbkreisförmiger Kanäle am Vorhofssäckchen. Wie ich jetzt die Verhältnisse deute, gehört die Ausbuchtung bei *a* dem verticalen halbkreisförmigen Kanale an, die laterale Ausbuchtung *cs* ist der *Canalis semicircularis externus* in erster Anlage und die mediale Hervorwölbung *cs* vielleicht der *Sacculus rotundus*. Von vorn endlich ist die Gestalt im Wesentlichen ebenso, nur erscheint die Schnecke breiter.

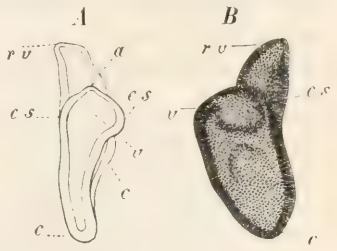


Fig. 443.

Vorhof und halbkreisförmige Kanäle.

In weiterer Entwicklung wird nun das Labyrinth immer zusammengesetzter und sind es vor Allem das primitive Vorhofssäckchen und die halbkreisförmigen Kanäle, welche rasch in neue Gestaltungen übergehen. Was ich vorhin primitives Vorhofssäckchen nannte, ist nicht das bleibende Vorhofssäckchen oder der *Alveus communis* s. *Utriculus* für sich allein, sondern es enthält dasselbe auch die Anlagen der häutigen halbkreisförmigen Kanäle und des *Sacculus rotundus*. Die Entwicklung der ersteren ist zuerst von Rathke bei der Natter aus der Beobachtung eines früheren Stadiums richtig erschlossen und dann von Reissner beim Hühnchen durch directe Beobachtung, wenn auch nicht ganz vollständig, doch so ermittelt worden, dass nun die Hauptpuncte als festgestellt bezeichnet werden können. Hiernach bilden sich am primitiven Vorhofssäckchen im weiteren Verlaufe an den Stellen der späteren Kanäle erst rundliche und dann langgestreckte faltenartige Erweiterungen oder Aussackungen, die später in ihren mittleren Theilen verwachsen und vom Vorhofssäckchen sich abschnüren. So entstehen kurze, gerade, dem Säckchen, das man *Alveus communis* heissen kann, dicht anliegende Kanäle, welche dann durch fortschreitendes Wachsthum nach und nach

Fig. 443. Primitives Gehörbläschen eines vier Wochen alten menschlichen Embryo von der rechten Seite, durch Präparation isolirt und vergrössert dargestellt, *A* von hin, *B* von der Seite und von aussen; *v* Primitives Vorhofssäckchen; *rv Recessus vestibuli sive labyrinthi*; *cs, cs* Anlagen des äusseren halbkreisförmigen Kanales und des *Sacculus rotundus*; *c* Spitze der Anlage der Schnecke; *c'* vorderer oberer Theil der Schneckenanlage; *a* obere Ausbuchtung am *Vestibulum*. Anlage des verticalen *Can. semicircularis*. Länge des *Recessus vestibuli* 0,29 mm, Breite am breitesten Theile ebensoviel; Länge des *Vestibulum primitivum* sammt *Cochlea* 0,84 mm.

eine grössere Länge, die typische Krümmung und ihre Ampullen gewinnen. Auf Grund dieser Erfahrungen lassen sich auch bei dem in der Fig. 443 wiedergegebenen jungen menschlichen Labyrinthe die Ausbuchtung *a* und die laterale Hervorwölbung *cs*, als Anlagen von halbkreisförmigen Kanälen deuten, doch ist die Entwicklung in diesem Falle noch zu wenig weit vorgeschritten, als dass die Vorgänge bei der Bildung der *Canales semicirculares* mit voller Bestimmtheit sich erkennen liessen. Günstiger liegen die Verhältnisse bei den Vögeln und Säugethieren und verfolgen wir an diesen die Entwicklung der genannten Kanäle und des Labyrinthes überhaupt weiter. Die Fig. 444 stellt das Labyrinth eines Hühnerembryo vom 4. Tage dar und sehen wir an diesem schon weitgehende Umgestaltungen. Von dem weitesten Abschnitte *v*,

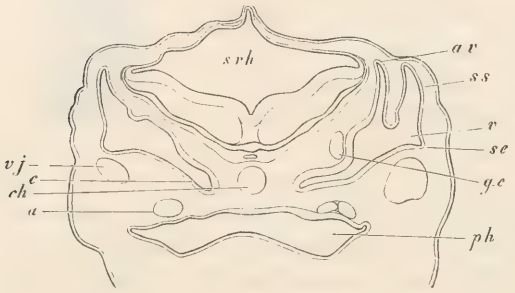


Fig. 444.

welcher jetzt schon *Alveus communis canalium semicircularium* genannt werden kann, gehen fünf besondere Ausbuchtungen aus. Nach oben und medianwärts erhebt sich der nur auf der rechten Seite sichtbare *Recessus vestibuli*, der nun schon *Aquaeductus vestibuli* genannt werden kann, dem lateralwärts der weitere *Canalis semicircularis superior* zur Seite steht. Unterhalb dieser grösseren Aussackungen befindet sich auf der einen Seite die erste Anlage des *Canalis semicircularis externus se* und demselben gegenüber eine Ausbuchtung, die ich als *Sacculus rotundus* ansehe. Ganz nach der Ventralseite zu und medianwärts erstreckt sich endlich die grösste Abtheilung des Labyrinthes, die Schnecke, an der die eine Wand, welcher das Ganglion des Schneckennerven *gc* anliegt, erheblich verdickt ist.

Fast ganz auf demselben Stadium findet sich das schon in der ersten Auflage abgebildete häutige Labyrinth eines 19 mm langen Rindsembryo, nur zeigt dasselbe den äusseren halbkreisförmigen Kanal *se* weiter ent-

Fig. 444. Querschnitt des Kopfes eines Hühnerembryo vom 4. Tage in der Gegend des Hinterhirns. Vergr. 22mal. *av Aquaeductus vestibuli s. recessus labyrinthi; v Alveus communis Can. semicircularium s. vestibulum; se Canalis semicircularis externus; ss Can. semicircularis superior; cochlea; gc Ganglion Nervi cochleae; ch* Chorda; *srh Sinus rhomboidalis; vj Vena jugularis; a Aorta descendens; ph* Pharynx.

wickelt und in der Abschnürung begriffen, was auch vom oberen Kanale gesagt werden kann. Der *Recessus vestibuli* ist enger und länger, der *Sacculus rotundus* grösser und die Schnecke mehr abgeschnürt. Sehr ähnliche Stadien wie das eben beschriebene finden sich auch bei Middendorp in der Fig. 5 von einem Kaninchen von 7—8 ?? Tagen abgebildet und bei Böttcher in den Figg. 9—10 von Schafen von 1,6 und 2,0 cm Länge und bemerke ich noch, dass um diese Zeit bei Vögeln und Säugern die Umhüllungen des Labyrinthes noch nicht knorpelig sind.

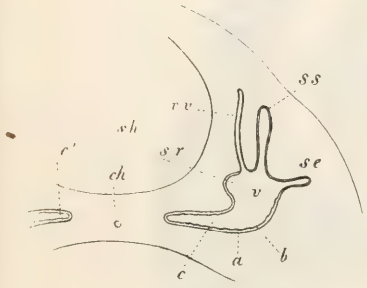


Fig. 445.

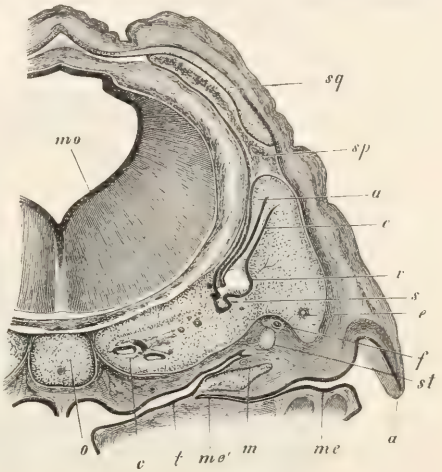


Fig. 446.

Die weiteren Veränderungen des Labyrinthes habe ich nur an Säugethierembryonen verfolgt und erläutere ich zunächst die zwei Figuren 446 und 447. Die Fig. 446, welche in erster Linie die *Membrana tympani* eines Schafembryo von 27 mm darstellen soll, zeigt auch einiges, was sich auf das Labyrinth bezieht. Vom *Alveus communis*, *Utriculus* oder *Sacculus hemiellipticus v* geht nach oben mit einer leichten Erweiterung der *Canalis*

Fig. 445. Querschnitt durch einen Theil des Schädels und das Labyrinth eines $8\frac{1}{2}$''' langen Rindsembryo 30mal vergr. *ch* Chorda in der noch weichen Schädelbasis; *sh* Schädelhöhle; *a* Begrenzung der Höhlung in der Schädelwand, die die epitheliale Labyrinthblase *b* enthält, die an einigen Stellen etwas von der Wand absteht; *v Vestibulum*; *ss* oberer halbkreisförmiger Kanal; *se* äusserer halbkreisförmiger Kanal; *rv Recessus vestibuli*; *sr* Anlage des *Sacculus rotundus*?; *c* Anlage der Schnecke; *c'* Ende der Anlage der Schnecke der anderen Seite.

Fig. 446. Schädel eines Schafembryo von 27 mm in der Gegend des Gehörorganes frontal durchschnitten und 10,5 mal vergr. *mv* Hinterhirn; *o* Occipitalknorpel mit Chorda; *c Cochlea*; *t Tuba*; *me Meatus auditorius externus*; *me'* Ende desselben; *m Malleus* mit Trommelfell; *c Canalis semicircularis superior*; *e C. semicircularis externus*; *s Sacculus*; *st Stapes*; *f Nervus facialis*; *a Auricula*; *v Alveus communis*; *av Aquaeductus vestibuli* (ist durch Versehen nur mit *a* bezeichnet); *sp Sinus petrosus superior*; *sq Squama cartilaginea*.

semicircularis superior c aus, während medianwärts der *Aquaeductus vestibuli* in denselben einmündet. Dieser Labyrinthanhang ist nun eng und schmal und liegt mit seinem oberen Abschnitte, dessen letztes Ende am betreffenden Präparate nicht deutlich war, ausserhalb der nun vorhandenen *Cartilago petrosa* in der Anlage der *Dura mater* drin. Das andere Ende des Kanales geht lateralwärts umgebogen wie in zwei Schenkel aus, von denen der eine in den *Alveus communis*, der andere

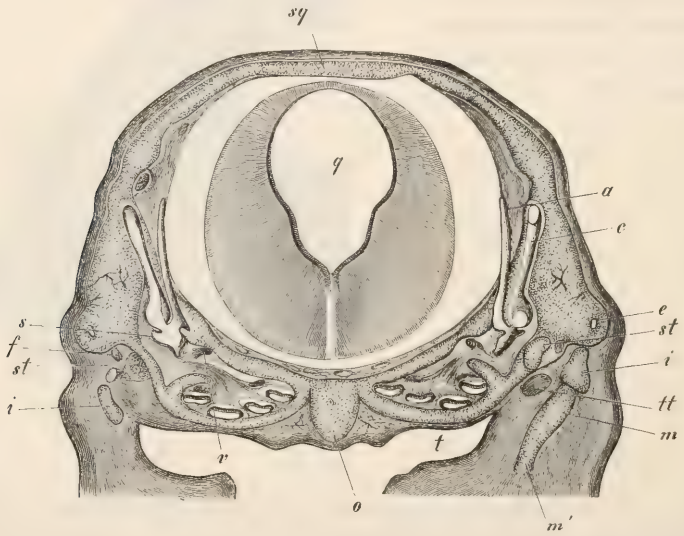


Fig. 447.

in den *Sacculus rotundus s* ausmündet. Von den übrigen Theilen des Labyrinthes sind noch sichtbar bei *e* ein enger Querschnitt des äusseren halbkreisförmigen Kanales und zwei Querschnitte des *Canalis cochlearis* bei *c*.

Eine bessere Uebersicht des Labyrinthes aus dieser Zeit gibt die Fig. 447 von einem Schweineembryo von 3 cm. Hier ist einmal der *Aquaeductus vestibuli* auf beiden Seiten in seiner ganzen Länge sichtbar und die eigenthümliche Lagerung des oberen Endes desselben, das bis

Fig. 447. Schädel eines Schweineembryo von 3 cm in der Gehörgegend horizontal durchschnitten, 10mal vergr. *o Occipitale basilare; c Cochlea; t Tuba; m Malleus; m' Cartilago Meckelii; i Incus; st Stapes; tt Tensor tympani; v Nervus vestibuli? N. facialis?; q Ventriculus IV; ca semicircularis anterior; a Aquaeductus vestibuli; s Sacculus; ce semicircularis externus; f Facialis; sq Squama cartilaginea.* Auf der linken Seite ist der *Sinus petrosus superior* quer getroffen sichtbar. In der *Cartilago petrosa* sind auf beiden Seiten Blutgefässe dargestellt.

zum *Sinus petrosus superior* hinaufreicht, innerhalb der *Dura mater* nicht zu verkennen. Zweitens übersieht man sehr gut die Einmündung des *Aquaeductus* in den *Alveus communis* und in den *Sacculus rotundus s*, doch erscheint diese Stelle hier nicht so deutlich, wie in Fig. 416, als eine gabelige Theilung, so dass man auch sagen könnte, der *Alveus communis* münde in den *Sacculus*. Am *Sacculus* ist auf beiden Seiten das der Schnecke zugewendete Ende spitz ausgezogen und stellt den Anfang des *Canalis reuniens* dar. Ausserdem besitzt derselbe lateralwärts eine Ausbuchtung, die auch Böttcher zeichnet (l. c. Fig. 12) und zum *Alveus* zählt. Der *Canalis superior* und *externus* verhalten sich wie in der vorigen Figur und von der Schnecke und dem Mittelohre dieser Figur wird später die Rede sein.

Umhüllungen des Labyrinthes.

Bevor wir weiter gehen, wollen wir nun auch der Umhüllungen des Labyrinthes gedenken. Schon oben wurde mitgetheilt, dass das primitive Ohrbläschen beim Vogel und Säugethiere einzig und allein aus dem Hornblatte oder der embryonalen Epidermis hervorgeht, und dass dasselbe auch beim jungen menschlichen Embryo keine zweite besondere Hülle erkennen lässt. Es ist auch nicht im geringsten zu bezweifeln, dass alle bis jetzt geschilderten Veränderungen einzig und allein auf Rechnung von Wachsthumserscheinungen der ursprünglichen epithelialen Membran dieses Bläschens kommen. Haben diese Veränderungen eine gewisse Stufe erreicht, so findet man das Labyrinth in allen seinen Theilen von einer zarten bindegewebigen Membran, und dann von einer äusseren dickeren und festeren Masse umgeben, welche später die Natur eines Knorpels annimmt und zur *Pars petrosa ossis temporum* sich gestaltet. Nach Rathke soll dieser Knorpel bei der Natter von einer besonderen Anlage aus, die anfänglich die Gestalt einer flachen Schale habe und unter dem Labyrinthe liege, sich entwickeln, und ebenso finden sich auch bei gewissen Amphibien, wie dem Frosche, selbständige knorpelige Anlagen der Gehörkapseln. Was dagegen die höheren Geschöpfe anlangt, so lässt sich mit Bestimmtheit versichern, dass die Verhältnisse hier ganz andere sind. Bei dem 19 mm langen Rindsembryo, dessen Gehörorgan in der Fig. 445 dargestellt ist, bestanden die ganze Schädelbasis und die Seitentheile des Schädels aus einer zusammenhängenden Masse von rundlichen Zellen, mit äusserst wenig Zwischensubstanz, die noch nicht Knorpel genannt werden konnte und in der Mitte die Chorda enthielt. Bei einem acht Wochen alten menschlichen Embryo war die Umhüllung des Labyrinthes schon entschieden Knorpel, allein derselbe hing ebenfalls ohne Abgrenzung mit der knorpeligen Schädelbasis zusammen (Fig. 420), und ebenso zeigen sich die Verhältnisse auch bei älteren Kalbsembryonen, beim Schweine, Schafe und Ka-

ninchen, wobei jedoch zu bemerken ist, dass bei gewissen Thieren die *Cartilago petrosa* anfänglich nicht mit dem *Occipitale basilare* verbunden ist (M. vergl. S. 457). Diesem zufolge scheint es mir unzweifelhaft, dass die knorpeligen Felsenbeine ganz in derselben Weise sich anlegen, wie die übrigen Seitenwandungen des Schädels; später jedoch nehmen dieselben im Zusammenhange mit der eigenthümlichen Ausbildung des Sinnesapparates eine von derjenigen der übrigen Seitenwandungen abweichende Entwicklung und gestalten sich bei der Ossification zu besonderen Knochen, die nicht mehr recht in den gewöhnlichen Typus eines Wirbels passen, ohne jedoch deswegen fundamental von den Bogenstücken dieser abzuweichen (S. S. 453).

Aus dem Gesagten wird ersichtlich, dass die epitheliale Blase des primitiven Labyrinthes genau in derselben Weise wie das ebenfalls vom äusseren Keimblatte sich abschnürende Medullarrohr von dem mittleren Keimblatte eine bindegewebige und gefässhaltige Hülle und eine äussere festere, später knorpelige Kapsel erhält. Ja es lässt sich die Vergleichung noch weiter treiben. Vollkommen in derselben Weise wie das Medullarrohr liegt auch die epitheliale Labyrinthblase anfänglich nur locker in ihren Hüllen und schält sich verhältnissmässig leicht aus denselben heraus. Später verbindet sich dieselbe fester mit dem inneren Theile der wuchernden bindegewebigen Hülle, mit Bezug auf deren erste Entwicklung auf die Anmerkung zum nächsten § verwiesen wird, während der äussere Theil derselben als inneres Perichondrium des knorpeligen Labyrinthes erscheint, und zuletzt endlich bildet sich zwischen diesen beiden Blättern der bindegewebigen Hülle ein Zwischenraum, der mit dem Labyrinthwasser sich füllt, so dass dann das spätere häutige Labyrinth wie frei in einem Raume enthalten ist, der der Lücke zwischen *Dura* und *Pia mater* verglichen werden kann.

Entstehung der Höhlen des knöchernen Labyrinthes.

Die Art und Weise, wie dieser Raum sich bildet, verdient besondere Beachtung, indem derselbe als Typus für viele Hohlraumbildungen beim Menschen und bei Thieren (Unterarachnoidealraum, Höhlen der Schleimbeutel, Sehnenscheiden, freie Räume in der Schädelhöhle von Fischen, Hauträume der Batrachier u. s. w.) betrachtet werden darf. Nach meinen Untersuchungen beim Menschen und bei Säugethieren (S. erste Aufl. S. 310) gestalten sich die Verhältnisse folgendermassen. Mit dem Wachsthume des epithelialen Theiles des Labyrinthes wuchert auch seine bindegewebige Hülle rasch und gewinnt bald eine beträchtliche Dicke. Zugleich scheidet sich dieselbe in drei Lagen, eine äussere und innere, festere und dünnere Schicht und eine mittlere weichere Masse, die, vor Allem an Umfang zunehmend, bald die anderen an Mächtigkeit weit übertrifft. Untersucht man diese letztere mit starken Vergrösse-

rungen, so erkennt man leicht, dass dieselbe aus dem von mir sogenannten gallertigen Bindegewebe Schleimgewebe Virchow), d. h. aus einem Netzwerk von sternförmigen anastomosirenden Zellen mit rundlichen, von Flüssigkeit erfüllten Maschen besteht. Zur besseren Versinnlichung dieser Verhältnisse kann die Fig. 448 dienen, welche den Querschnitt des oberen halbkreisförmigen Kanales eines sechsmonatlichen menschlichen Embryo sammt dem umgebenden Knorpel darstellt. *a* ist die bindegewebige Hülle des *Tubulus membranaceus*, dessen Epithel an diesem Präparate ausgefallen war, *b* das *Periost* des Kanales im Knorpel und die mächtige helle Schicht *c* das Gallertgewebe, das in der Gestaltung und Anordnung seiner Elemente, täuschend mit dem in meiner Gewebelehre (5. Aufl. Fig. 266) abgebildeten epithelialen Schwammgewebe aus dem Schmelzorgane embryonaler Zahnsäckchen stimmt. Aus diesem Gallertgewebe nun bildet sich nach und nach der Hohlraum, der später den häutigen halbkreisförmigen Kanal umgiebt in der Art, dass die Maschen desselben nach und nach grösser werden und endlich zusammenfliessen, wobei das Zellennetz theils gesprengt, theils nach beiden Seiten an die betreffenden Wandungen angepresst wird, wo es noch beim Erwachsenen oft in sehr deutlichen Ueberresten zu erkennen ist. — Den beschriebenen Vorgang habe ich sowohl bei den halbkreisförmigen Kanälen als auch beim Vorhofe beobachtet, ausserdem findet sich derselbe aber auch noch, wie im folgenden § gezeigt werden wird, in der Schnecke und führt zur Bildung der Treppen derselben.

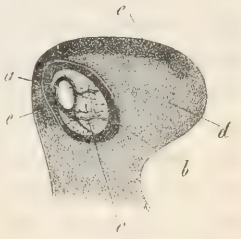


Fig. 448.

Noch erwähne ich, dass die bindegewebigen Hüllen des sich entwickelnden Labyrinthes schon sehr früh Gefässe erhalten, die zum Theil auch in dem erwähnten Gallertgewebe vorkommen. Auch im Labyrinthknorpel bilden sich später, wie ich bei Säugern gesehen, Gefässe, und zwar zuerst in dem Theile desselben, der den Vorhof und die halbkreisförmigen Kanäle enthält.

Fig. 448. Querschnitt des oberen halbkreisförmigen Kanales eines sechs Monate alten menschlichen Embryo, vergr. *a* bindegewebige Hülle des *Tubulus membranaceus*, dessen Epithel nicht erhalten ist; *b* Periost des im Knorpel ausgegrabenen Kanales; *c* Gallertgewebe zwischen beiden; *d* Knorpel mit Verkalkung bei *c*.

§ 49.

Spätere Ausbildung des Labyrinthes.

Bildung der Schnecke.

Zur Schilderung der letzten Umwandlungen des Labyrinthes übergehend, besprechen wir nun in erster Linie die Schnecke. In ihrer frühesten Anlage ist die Schnecke, wie wir sahen, eine einfache längliche Ausbuchtung der primitiven Labyrinthblase, die zuerst (Fig. 443) weder durch Gestalt noch Lage an die spätere Schnecke erinnert. Bald aber wächst innerhalb der noch weichen Umhüllung der Schneckenkanal in die Länge und krümmt sich immer mehr medianwärts, bis er so horizontal in der Schädelbasis drin liegt, wie die Fig. 445 zeigt, und somit eine Lage und Form darbietet, welche fast auf ein Haar die Verhältnisse der Vögel wiedergibt. Die vogelähnliche Schnecke der niedersten Säugethiere (*Echidna*, *Ornithorhynchus*) muss auf dieser Stufe stehen bleiben, bei den übrigen Säugern und beim Menschen dagegen wächst das Rohr weiter, und zwar in der bekannten Spiralkrümmung, während zugleich die umgebende festere Schädelwand mitwuchert, so jedoch, dass sie immer, von aussen besehen, eine einfache Kapsel um das Schneckenrohr darstellt, während ihre Elemente im Innern gewissermassen ausweichen und dem weichen Rohre Raum lassen. In der achten Woche hat beim menschlichen Embryo der Schneckenkanal schon eine ganze Windung, deren Ende nicht in derselben Ebene liegt wie der Anfang, und in der elften bis zwölften Woche ist das Rohr vollkommen ausgebildet. Die knorpelige Umhüllung ist in der achten Woche von aussen gesehen eine kleine linsenförmige Kapsel, die durch ein dünneres Knorpelblatt mit der Mitte der knorpeligen Schädelbasis zusammenhängt und nach unten leicht convex vorspringt, während sie nach oben zum Theil schwach vertieft ist und hier durch eine Oeffnung den Hörnerven aufnimmt. Im dritten Monate wird das ganze knorpelige Labyrinth massiger und zeigt am Ende desselben schon eine bedeutende rundliche Auftreibung da, wo die Schnecke sitzt, die nun auch nach oben vortritt (Fig. 278).

Bedeutung des embryonalen Schneckenkanals.

Nach Huschke gestaltet sich der embryonale Schneckenkanal, der anfänglich mit dem häutigen Vorhofe in Verbindung steht, dann aber von demselben sich trennt, nicht zum ganzen Schneckenkanale, sondern einzig und allein zum häutigen Spiralblatte, welches beim Embryo ein platter, erst einfach gebogener und dann spiralig sich ausziehender Kanal ist. Dieses hohle Spiralblatt liegt nun anfänglich, sammt einem dasselbe locker umgebenden Perioste dem knorpeligen Gehäuse dicht

an, so dass die *Scalae* noch nicht existiren. Diese entstehen erst später mit der allmäligen Abplattung des hohlen Spiralblattes, wodurch dasselbe immer mehr von den Schneckenwänden sich zurückzieht, bis es endlich zu dem nicht mehr hohlen bleibenden weichen Spiralblatte sich umgestaltet hat. Die *Scalae* sind somit nach Huschke seröse Räume, welche den Höhlen der knöchernen Bogengänge entsprechen, woraus dann ferner folgt, dass die *Tubuli membranacei* und die Säckchen des Vorhofes in dem embryonalen hohlen Spiralblatte ihr Analogon haben. — Diese sehr wichtigen Angaben von Huschke, durch welche zum ersten Male die Möglichkeit sich eröffnete, die Schnecke mit den übrigen Theilen des Labyrinthes zu vergleichen, wurden, obgleich schon im Jahre 1844 (Eingeweidelehre) ans Licht getreten, doch erst in den fünfziger Jahren von Reissner geprüft (No. 196 und Müll. Arch. 1854 St. 420), der dann auch dieselben vollständig bestätigte und durch die bemerkenswerthe Entdeckung erweiterte, dass der embryonale Kanal im Spiralblatte, den Reissner »Schneckenkanal«, *Canalis cochlearis*, nennt, auch noch beim Erwachsenen sich findet. Hierauf wurde dann von mir die Entwicklung der Schnecke auf Grund der neueren histologischen Untersuchungen genau untersucht (Erste Auflage) und ist folgendes das Ergebniss meiner älteren und neueren Forschungen, mit denen auch die späteren Erfahrungen von Middendorp und Böttcher im Wesentlichen stimmen.

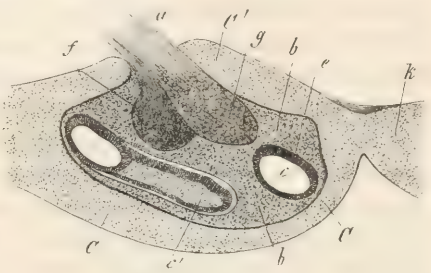


Fig. 449.

Am einfachsten ist es, von der in Fig. 449 wiedergegebenen Schnecke eines acht Wochen alten menschlichen Embryo auszugehen. Hier zeigt das knorpelige Labyrinth in der Gegend der Schnecke eine einfache Höhle, deren Innenwand noch in keiner Weise die Gestalt des kaum mehr als eine Windung beschreibenden Schneckenkanales wiedergibt, sondern ohne alle Vorsprünge ist. Erfüllt wird diese Höhle erstens von dem Epithelialrohre des Schneckenkanales, das jetzt noch im

Fig. 449. Querschnitt durch die Schnecke eines acht Wochen alten menschlichen Embryo, vergr. dargestellt. *C C* unterer Theil der knorpeligen Kapsel der Schnecke; *C'* oberer Theil derselben; *k* ein Theil des knorpeligen Körpers des Keilbeins mit der Schnecke unmittelbar verbunden; *a Acusticus*; *g* Ganglion desselben; *f Facialis*; *e* Schneckenkanal nahe am Anfange; *c'* Ende desselben; *e* verdickter Theil des Epithels des Schneckenkanals; *b b* bindegewebige Ausfüllungsmasse im Innern der knorpeligen Schnecke.

Querschnitte fast ganz rund und im Verhältnisse zur ganzen Schnecke auch sehr weit ist und an der oberen Seite, wo später die *Scala tympani* liegt, eine viel grössere Dicke besitzt, und zweitens von einer bindegewebigen Lage, die als Umhüllung des Schneckenkanales und als Träger des Schneckennerven erscheint, dessen grosses *Ganglion* schon in die Aushöhlung der ersten Windung sich erstreckt. Eine solche Schnecke hat mithin weder Treppen noch ein Spiralblatt, und auch keine knorpelige spiralig gewundene Knorpelhülle. Frägt man, wie diese Schnecke aus der in der Fig. 445 gezeichneten hervorgegangen ist, so ist die Antwort nicht schwer. Vor Allem ist zu berücksichtigen, dass an der Säugethierschnecke schon von der ersten Zeit ihrer Bildung an der *Nervus cochleae* mit einem grossen *Ganglion*, das ich *Ganglion spirale* nenne, dicht anliegt. Wenn nun der Schneckenkanal anfängt spiralig auszuwachsen, folgt das *Ganglion* demselben genau und zieht sich strangförmig aus, und während dies geschieht, beginnt auch eine histologische Differenzirung der anfangs gleichartigen und weichen Kapsel um die Schnecke, so dass dieselbe in eine äussere festere Knorpellage und eine innere weich bleibende bindegewebige Umhüllung des epithelialen Schneckenkanales und des *Nervus cochleae* sammt seinem *Ganglion* sich scheidet, und dann ist der Zustand gegeben, den die Fig. 449 darstellt.

Die Umwandlung der eben geschilderten einfachen Schnecke zu den späteren Formen lässt sich kaum errathen und zeigt dieser Fall deutlich, wie schwer es ist, den Entwicklungsgang eines Organes *a priori* zu construiren. Und doch sind, wenn man die Natur einmal befragt hat, die Verhältnisse so äusserst einfach und wird es an der Hand der Fig. 450 nicht schwer fallen, das Weitere zu begreifen. Diese Schnecke eines Kalbsembryo von 8,4 cm Länge, die schon ihre volle Zahl von Windungen besitzt, zeigt fürs erste, dass während der epitheliale Schneckenkanal seine volle Länge erreicht, auch das knorpelige Schneckengehäuse mitwächst und zwar so, dass seine innere Höhle zwar immer noch einfach bleibt, aber doch schon an der Wand eine spiralige Furche ausgegraben zeigt, die auf dem Durchschnitte durch Vorsprünge (*v v*) bezeichnet wird. Weiter ist dann besonders die ungemeine Zunahme des inneren Bindegewebes bemerkenswerth, in Folge derer der epitheliale Schneckenkanal (*a*), der immer an der Peripherie des Binnenraumes der knorpeligen Kapsel bleibt, einen verhältnissmässig viel kleineren Raum einnimmt als früher, obschon seine absolute Grösse nicht abgenommen hat. Diese Zunahme hängt zusammen mit der mächtigen Entwicklung der Nerven und Blutgefässe des Organes. Letztere finden sich nun in grosser Menge vom inneren Gehörgange her eintretend und

verbreiten sich sowohl im Innern, als auch in einer Art Perichondrium, das die gesammte Höhle der knorpeligen Kapsel als eine zusammenhängende Schicht auskleidet. Der Schneckennerv dringt ebenfalls weit ins Innere hinein und zeigt nun sein *Ganglion spirale* in einen langgezogenen annähernd cylindrischen Strang umgewandelt, der wie der Schneckenkanal gewunden ist und in der Fig. 450 bei *g g* im Querschnitte gesehen wird. Eine genaue Untersuchung dieser Schnecke lässt nun ferner noch erkennen, dass in derselben auch die Spindel, das Spiralblatt, die Treppen und die bindegewebige Auskleidung derselben wenigstens in den ersten Spuren angedeutet sind. Man findet nämlich, dass das innere Bindegewebe der Schnecke, das in der Fig. 449 noch Eine zusammenhängende und gleichartige Masse darstellte, nun in folgende Theile sich geschieden hat: 1) eine in der Gegend der späteren Spindel gelegene Axe, welche die grösseren Gefässe und Nervenstämme enthält; 2) eine Umhüllung des Schneckenkanals selbst (*a*), welche in allen Windungen der Schnecke deutlich ausgeprägt ist; 3) dichtere, plattenartige Züge *s p*, die von der Axe der Schnecke gegen den Schneckenkanal verlaufen, Gefässe und das *Ganglion spirale* enthalten und von denen der in der ersten halben Windung enthaltene Zug schon so entwickelt ist, dass er deutlich als Anlage des Spiralblattes erscheint; 4) eine äussere am Knorpel anliegende Membran (*p*), das innere Perichondrium der Schnecke, die Andeutungen von Scheidewänden (*s*) zwischen die einzelnen Windungen des Schneckenkanals in der Richtung gegen die Axe der Schnecke entsendet, und 5) endlich eine gallertige Substanz (*m*), die jedoch nur in der ersten halben Windung deutlich ist, die um den

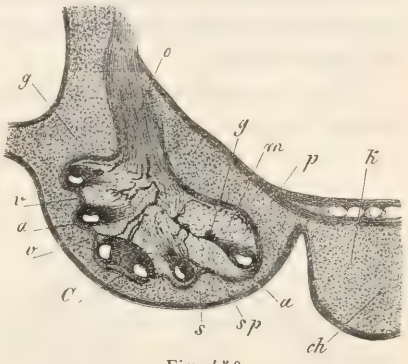


Fig. 450.

Fig. 450. Frontaler Schnitt durch die Schnecke eines 8,4 cm langen Rindsembryo, vergr. dargestellt. *C* knorpelige Kapsel der Schnecke; *v* Vorsprünge derselben nach innen, die eine spiralige Furche begrenzen; *k* knorpeliger Keilbeinkörper mit *C* direct zusammenhängend; *o Acusticus*; *g Ganglion spirale* desselben bei drei Querschnitten von Windungen erkennbar, *a* epithelialer Schneckenkanal mit seiner Faserhülle; *s p* Andeutung der *Lamina spiralis*, ein derberer Bindegewebszug mit Nerven und Gefässen; *s* Andeutung einer häutigen Scheidewand zwischen zwei Windungen; *p* inneres Perichondrium der knorpeligen Schnecke; *m* Gallertgewebe zwischen demselben und dem Schneckenkanale und der *Lamina spiralis*, Vorläufer der *Scalae*; *ch* Chorda.

Schneckenkanal und die Anlage des Spiralblattes sich gebildet hat und die erste Anlage der Treppen bezeichnet. Diese Gallertsubstanz bietet genau denselben Bau dar, wie diejenige des Vorhofes und der halbkreisförmigen Kanäle und führt ebenfalls wie dort einzelne Blutgefässe. Da wo diese Substanz vorhanden ist, lässt sich auch der Gegensatz zwischen dem *Modiolus* und den äusseren Theilen am deutlichsten erkennen, doch ist auch an den anderen Gegenden die Axe des Organs durch ihren Reichthum an Gefässen und einzelne Nervenzüge vor den anderen Theilen ausgezeichnet.

Die Verhältnisse des Schneckenkanals selbst lassen sich nur an stärker vergrösserten Präparaten erkennen und lege ich daher noch die Fig. 451 vor. Dieselbe zeigt, dass das Epithel des Schneckenkanales an der Seite der Schneckenbasis viel dicker ist als an der anderen, so wie dass dasselbe dort eine grössere und zwei kleinere Aufwulstungen darbietet (*e' e'' e'''*). Besonders auffallend ist das Vorkommen einer hellen structurlosen Schicht auf dem grösseren Epithelialwulste, die sich leicht isolirt und von der Fläche als eine feinstreifige Membran ergibt, ein Gebilde, in dem ich bei Vergleichung der Schnecken älterer Embryonen die von mir sogenannte Corti'sche Membran erkannte (Handb. d. Geweb. 5. Aufl.), welche mithin, da sie innerhalb des epithelialen Schneckenkanales sich entwickelt, nichts anderes als eine Zellenaus-

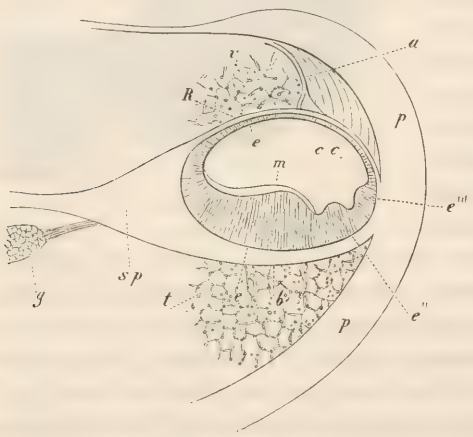


Fig. 451.

Fig. 451. Ein Stück der ersten Schneckenwindung von einem 8,4 cm langen Kalbsembryo im Querschnitte, 100mal vergrössert dargestellt (vergl. Fig. 450, die von demselben Embryo stammt). *pp* inneres Perichondrium der Knorpelkapsel der Schnecke; *t* Gallertgewebe an der Stelle der späteren *Scala tympani* nicht ausgezeichnet; *v* ein Theil desselben Gewebes, das die *Scala vestibuli* erfüllt; *g Ganglion spirale* nicht ganz ausgezeichnet mit einem davon ausgehenden Nervenstämmchen; *sp* Anlage der *Lamina spiralis ossea; b Membrana basilaris* oder untere bindegewebige Wand des Schneckenkanales *c c; R* obere bindegewebige Wand desselben oder Anlage der von mir sogenannten Reissner'schen Membran; *a* ein zu dieser gehendes Gefäss, in dessen Gegend das Perichondrium viel dicker ist; *e* dünnes Epithel des Schneckenkanals an der Reissner'schen Membran; *e', e'' e'''* Epithelialwülste auf der *Membrana basilaris; m* Corti'sche Membran, auf dem grösseren Wulst aufliegend.

scheidung oder eine Cuticularbildung ist. Das Epithel des Schneckenkanales besteht übrigens in diesem Stadium bei Kalbsembryonen an der dünneren Seite aus pflasterförmigen niedrigen, an der anderen aus langen cylindrischen Zellen, an denen ich an gewissen Stellen an Chromsäurepräparaten selbst Andeutungen von Haaren zu sehen vermeinte, ohne jedoch in dieser Beziehung zu einem entscheidenden Resultate zu gelangen.

Bildung der Scalae.

Ist nun einmal die Entwicklung der Schnecke so weit klar, so sind die letzten Stadien nicht schwer zu begreifen. Das nächste was geschieht ist die Bildung der Treppen. Zuerst entstehen im Gallertgewebe um den Schneckenkanal grössere Hohlräume, welche bald zusammenfliessen und dann das Netzwerk sternförmiger Zellen immer mehr gegen das Perichondrium, die häutigen *Septa* der Windungen, das Spindelblatt und den *Modiolus* drängen, welche letzten drei Theile zugleich mit diesen Vorgängen auch erst recht deutlich werden (Fig. 452). Zugleich wächst auch der Knorpel der äusseren Kapsel etwas weiter in die Scheidewände der Windungen in der Richtung gegen die Spindel vor, ich habe jedoch nie, auch im sechsten Monate nicht, zu welcher Zeit die Ossification der Schnecke beim Menschen gut im Gange ist, die knorpeligen *Septa* entwickelter oder gar in der Mitte vereinigt gesehen, auch muss ich nach meinen Erfahrungen, mit welchen alle späteren Untersuchungen übereinstimmen, läugnen, dass der *Modiolus* und das Spindelblatt jemals aus Knorpel bestehen. Der Schneckenkanal nimmt mit dem Wachsthume der Schnecke und der Ausbildung der Treppen nicht auch gleichmässig an Weite zu und erscheint daher relativ um so kleiner, je mehr das Organ seiner letzten

Fig. 452.

Fig. 452. Senkrechter Durchschnitt durch die Schnecke eines älteren Kalbsembryo, deren Gehäuse mit Ausnahme einer kleinen knorpeligen Stelle schon verknöchert war, während die Spindel und Spirallamelle noch häutig waren. In allen Windungen ist der *Canalis cochlearis* sichtbar, dessen Höhe 0,56 mm, die Breite 0,59 mm betrug, wobei zu bemerken, dass die scheinbar grössere Breite desselben in der Kuppel daher rührt, dass der Schnitt hier seitlich neben dem Spindelblatte vorbeiging. Im *Canalis cochlearis* sind die *Habenula sulcata* und die zwei Epithelialwülste auf der *Membrana basilaris* sichtbar. Vergr. 6mal. Breite der Schnecke an der Basis 8,26 mm, Höhe derselben 4,95 mm.

Ausbildung sich nähert. Die bemerkenswertheste Umwandlung in seinem Bereiche ist die, dass die bindegewebige Hülle des Schneckenkanales an seiner inneren mit der *Lamina spiralis* verbundenen Wand, die schon vorher auffallend verdickt war, zu den Zähnen der ersten Reihe hervorwuchert, die beim Menschen schon im vierten Monate deutlich sind (Fig. 453 *z*). Um dieselbe Zeit wird auch die *Lamina spiralis membranacea* im engeren Sinne (*M. basilaris Claudius*) und das *Ligamentum spirale* mit der *Stria vascularis* sichtbar (S. meine Gewebelehre. 5. Aufl.), während die untere oder vestibuläre Wand des Schneckenkanales (*R*) immer noch so deutlich ist wie früher und einwärts von den Zähnen der ersten Reihe im Zusammenhange mit dem Bindegewebe der *Habenula sulcata* von Corti entspringt, von wo auch die Corti'sche Membran dicker als früher ihren Ursprung nimmt. Ueber die Bildung der so zusammengesetzten Apparate in der Gegend der Nervenendigung der Schnecke ergaben schon vor Jahren meine Untersuchungen wenigstens das wichtige Resultat, dass dieselben alle, mit alleinigem Ausschlusse der Enden der Acusticusfasern selbst, Productionen des verdickten Theiles des Epithels der tympanalen Wand des Schneckenkanales sind, und bilden sich selbst die Corti'schen Fasern, die beim Menschen im fünften Monate auftreten, in jedem ihrer Glieder

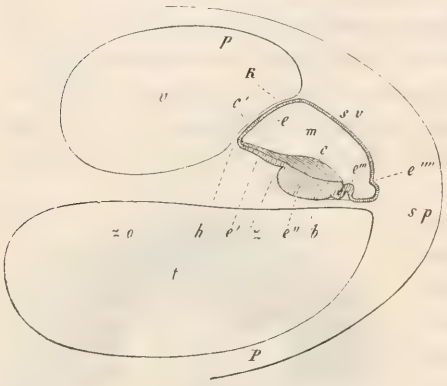


Fig. 453.

Fig. 453. Querschnitt der ersten Windung der Schnecke (ohne knorpelige Umhüllung) von einem 17,6 cm langen Kalbsembryo. vergr. dargestellt. *t Scala tympani; v Scala vestibuli; m Canalis cochlearis; z o* später verknöchernder Theil der *Lamina spiralis; h* Vorsprung der *Habenula sulcata*, von wo die von mir sogenannte Reissner'sche Membran *R* oder die obere Deckmembran des *Canalis cochlearis* entspringt; *z* Zähne der ersten Reihe; *b Membrana basilaris; sp Ligamentum spirale; pp* inneres Periost der Schnecke; *s v* Gegend der *Stria vascularis*, an der äusseren Wand des Schneckenkanals; *e—e''''* Epithel des Schneckenkanals; *e* Epithel der Reissner'schen Membran; *e'* Epithel der *Habenula sulcata* Corti; *e''* sehr dickes Epithel im *Sulcus spiralis* und auf der *Habenula perforata mihi; c c'* Corti'sche Membran, die auf *e'* und *e''* aufliegt; *e'''* Duplicatur des Epithels, die wesentlich zu den Corti'schen Fasern sich umzuwandeln scheint; *e''''* Vorsprung des *Ligamentum spirale* unterhalb der *Stria vascularis*, an den gewisse Autoren früher die Deckmembran des *Canalis cochlearis* sich ansetzen liessen.

aus verlängerten Epithelzellen hervor (siehe Der embryonale Schneckenkanal in Würzburg. naturw. Zeitschr. Bd. II St. 1, und Gewebelehre,

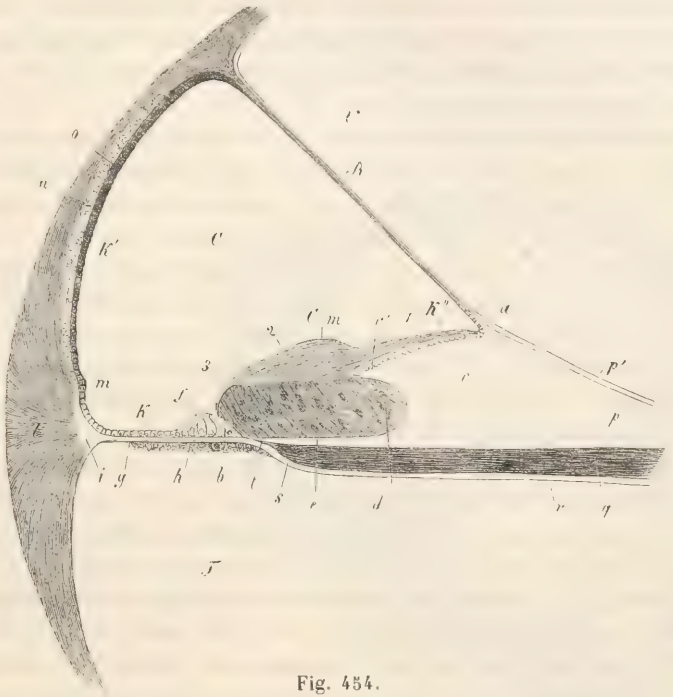


Fig. 454.

Fig. 454. *Canalis cochlearis* mit den angrenzenden Theilen von der in Fig. 452 dargestellten Schnecke, 100mal vergr. *C Canalis cochlearis* (embryonaler Schneckenkanal); *V Scala vestibuli; T Scala tympani; R* Reissner'sche Haut; *a* Anfang derselben an einem Vorsprunge der *Habenula sulcata* oder des *Labium superius sulci spiralis c; b* Bindesubstanzschicht mit dem *Vas spirale internum* unten an der *Membrana basilaris; c' Crista acustica* mit den Gehörzähnen; *d Sulcus spiralis* mit dickem Epithel, das bis zum Corti'schen, hier noch nicht ausgebildeten Organe *f* sich erstreckt; *e Habenula perforata* oder *Labium inferius sulci spiralis; Cm* Corti'sche Haut. 1. Innerer dünnerer Theil derselben; 2. dicker mittlerer Theil; 3. dünnes vorderes Ende; *g Zona pectinata; h Habenula tecta* (*Habenula arcuata* Deiters); *k* Epithel der *Zona pectinata; k'* der äusseren Wand des *Canalis cochlearis; k''* der *Habenula sulcata*, zum Theil in den Furchen derselben gelegen und auf die Reissner'sche Haut übergehend; *l Lig. spirale; i* heller Verbindungstheil derselben mit der *Zona pectinata; m* Vorsprung des *Lig. spirale* nach innen; *n* knorpelartige Platte; *o Stria vascularis*; *p* Periost der *Lamina spiralis*, später in der Tiefe verknöchernd; *p'* helle äusserste Schicht desselben auf die Reissner'sche Haut und das Periost der *Scala vestibuli* übergehend. (Ein Epithel auf der Seite der *Scala vestibuli* wurde in diesem Falle nicht gesehen.) *q* Ein Bündel des Schneckennerven; *s* Stelle, wo die dunkelrandigen Fasern aufhören; *t* blasse Fortsetzungen derselben in den Kanälen der *Habenula perforata; r* Periost der *Lamina spiralis* auf der Seite der *Scala tympani*, in einen Theil der tympanalen Wand des *Canalis cochlearis* sich fortsetzend.

5. Aufl. S. 725 u. flgd., ferner Fig. 454). — Erwähnenswerth ist noch die Beobachtung, dass das *Ganglion spirale* des *Nervus cochlearis* jüngerer Embryonen keine peripherischen Aeste abgibt. Dieselben werden also wohl ganz allmälig vom *Ganglion* aus in die *Lamina spiralis* hereinwachsen, in ähnlicher Weise, wie wir dies früher auch für andere Nerven angenommen haben.

Der embryonale Schneckenkanal ist keineswegs ein vergängliches Gebilde, wie noch Huschke seiner Zeit glaubte, sondern wandelt sich in den von Reissner beim Erwachsenen entdeckten mittleren Kanal der Schnecke um, den dieser Autor *Canalis cochlearis*, ich *Scala media* genannt habe, welchen letzteren Namen ich jedoch aufgab, um nicht zum Glauben Veranlassung zu geben, dass derselbe und die Treppen denselben Entwicklungsgang nehmen. Meine embryologischen Untersuchungen dienten nicht nur zur vollkommenen Bestätigung dessen, was Reissner über die von Seiten der *Scala vestibuli* den Schneckenkanal deckende Lamelle vorgebracht hat, sondern es gaben dieselben auch zuerst ein genaueres Bild von diesem Kanale, als man früher hatte, indem durch sie die Corti'sche Membran und meine *Lamina reticularis* als Cuticularbildungen des Epithels der sogenannten *Membrana basilaris* und zugleich die Corti'schen, Deiters'schen und Haarzellen als Abkömmlinge der Epithelialzellen des primitiven Gehörbläschens nachgewiesen wurden. — Dem Gesagten zufolge wird der embryonale Schneckenkanal, wenn auch nur zu einem kleinen, doch gerade zum wichtigsten Theile der Schnecke und wird es nach den Resultaten der embryologischen Untersuchung zusammengehalten mit dem, was wir über die Nervenenden im Vorhofe und den Ampullen wissen, nun im höchsten Grade wahrscheinlich, dass auch die Enden des *Nervus cochleae* im Epithel des *Canalis cochlearis* und zwar in der Gegend der sogenannten Corti'schen Fasern zu suchen sind, worüber sich auszulassen hier nicht der Ort ist. Mit Bezug auf weitere Einzelnheiten über die histologischen Umbildungen des *Canalis cochlearis* verweise ich auf die neuen ausgezeichneten Untersuchungen von A. Böttcher.

In Betreff der Schnecke ist nun noch ein Punct zu besprechen, nämlich die Beziehung derselben zum übrigen Labyrinthe. Wie wir früher sahen, ist der Schneckenkanal ursprünglich ein Auswuchs des Gehörbläschens und findet sich auch noch bei schon vorgerückterer Entwicklung des Labyrinthes in weiter Verbindung mit demselben (Figg. 445, 446). Nun glaubte man bis vor nicht langer Zeit, dass beim Erwachsenen der *Canalis cochlearis* eine selbständige Bildung sei und mit den Säckchen des Vorhofes, die aus dem primitiven Gehörbläschen entstehen, dem *Utriculus* und *Sacculus*, in keinem Zusammenhange stehe,

in Folge dessen auch angenommen werden musste, dass die ursprüngliche Verbindung später sich löse, wie ich dies in der ersten Auflage dieses Werkes aussprach. Seit dieser Zeit hat sich jedoch die Sachlage sehr wesentlich geändert. Im Jahre 1863 entdeckte Hensen (Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugethiere in Zeitschr. f. wiss. Zool. S. 482 Taf. 32 Fig. 1 .. dass beim Erwachsenen der *Sacculus rotundus* durch einen engen Kanal (*Canalis reuniens* Hensen) mit dem *Canalis cochlearis* in Verbindung steht und ergibt sich somit, dass die fötalen Verbindungen wenigstens zum Theil zeitlebens sich erhalten. Das Genauere über die Umbildungen des fötalen Labyrinthes in späteren Zeiten ermittelte dann A. Böttcher, dessen ausgezeichnete Untersuchungen ich vollkommen bestätigt finde. Nach diesem Forscher bleiben alle Theile des Labyrinthes, der *Alveus communis*, die *Canales semicirculares*, der *Sacculus*, der *Canalis cochlearis* und der *Recessus labyrinthi* oder *Aquaeductus vestibuli*, im Zusammenhange, doch gestalten sich später die Verhältnisse so, dass der *Sacculus* vom *Utriculus* ganz sich abschnürt und beide nur durch die gabelig getheilte Einmündungs-

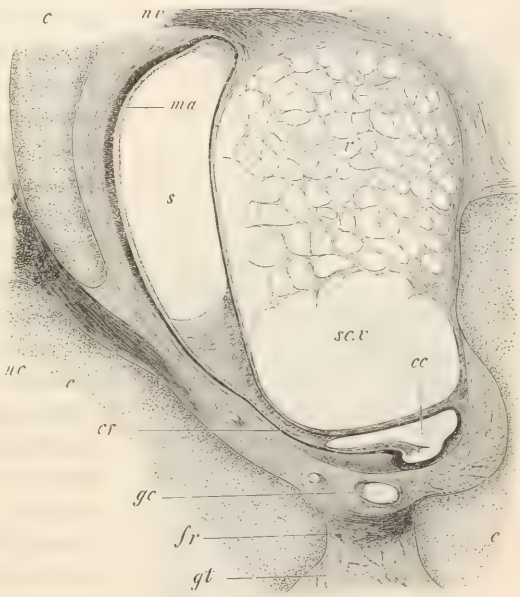


Fig. 455.

Fig. 455. Horizontalschnitt durch einen Theil des Labyrinthes eines Schafes von 11 cm 27mal vergrössert. *c Cartilago petrosa; nc Nervus cochleae; nv Nervus vestibuli; v* Vorhofraum mit gallertigem Bindegewebe erfüllt; *scv* Anfang der *Scala vestibuli* der Schnecke; *cc* Anfang des *Canalis cochlearis*, gegen den Vorhof von der Reissner'schen Membran begrenzt, während an der entgegengesetzten Seite die Zähne der ersten Reihe, das dicke Epithel im *Sulcus spiralis* und die Corti'sche Membran sichtbar sind; *cr Canalis reuniens* mit zottenähnlichen Bildungen an der einen Wand; *gc* Gefässe des Schneckenraumes; *fr fenestra rotunda* mit *Membrana tympani secundaria; s Sacculus; ma Macula acustica Sacculi; gt* Gallerte der Paukenhöhle.

stelle des *Aquaeductus vestibuli* untereinander zusammenhängen, wie die Figur 456 dies darstellt. Somit zerfällt schliesslich die einfache Labyrinthblase in zwei Haupttheile, den *Alveus communis* und die halbkreisförmigen Kanäle einerseits und den *Sacculus* und den *Canalis cochlearis*, sammt dem *Canalis reuniens* anderseits, zu welchen beiden physiologisch wohl sehr verschiedenwerthigen Theilen dann noch ein beiden gemeinsamer Hülfsapparat, der *Aquaeductus labyrinthi* oder *Canalis endolymphaticus* Hasse sich gesellt.

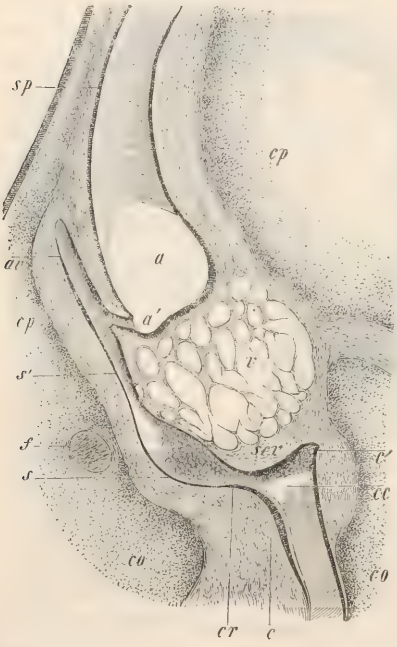


Fig. 456.

Der *Canalis cochlearis* besitzt an seinem Anfange, da wo er an den *Canalis reuniens* anstösst, beim Schafe einen kegelförmigen Anhang, den Vorhofsblindsack Reichert, den Böttcher bei demselben Thiere viel weniger ausgeprägt zeichnet, und ist auch an seinem Ende vollkommen geschlossen. Kuppelblindsack Reichert. Es hat somit die *Aquula auditiva interna*, die den Schneckenkanal erfüllt, keinen andern Ausweg als durch den *Canalis reuniens* in den *Sacculus*. Auf der andern Seite mündet die Vorhofstreppe und indirect durch das *Helicotroma* auch die Paukentreppe in den den *Sacculus* und *Utriculus* umgebenden Hohlraum des knöchernen Vorhofes. Die *Fenestra ovalis* und *rotunda* stehen in keinem inneren Zusammenhange mit der Bildung des Schneckenkanales und der Vorhofssäckchen und sind beide nichts als nicht verknorpelte Stellen der ursprünglichen Umhüllungmasse des Labyrinthes, in welcher Beziehung jedoch hervorgehoben zu werden verdient, dass

Fig. 456. Frontalschnitt durch einen Theil des Labyrinthes eines Schweineembryo von 9 cm, 23mal vergr. *a Alveus communis; av Aquaeductus vestibuli* (unterer Theil); *a'* Schenkel desselben zum *Alveus communis; s'* Schenkel desselben zum *Sacculus s; sp Canalis semicircularis superior; cr Canalis reuniens; v* Vorhofsraum mit Gallertgewebe erfüllt; *scv* Anfang der *Scala vestibuli; cc Canalis cochlearis; c* Anfang des Corti'schen Organes mit der Corti'schen Membran; *c'* Blindsack am Anfange des *Canalis cochlearis; cp Cartilago petrosa* oberer Theil; *co* Anfang der knorpeligen Schnecke; *f* Facialis.

die *Fenestra ovalis* nie ohne den sie fast ganz erfüllenden Steigbügel gesehen wird, wogegen die *Fenestra rotunda* lange Zeit hindurch eine von mächtigen Weichtheilen erfüllte Lücke der knorpeligen Schnecke darstellt (s. Fig. 455).

Vom *Canalis reuniens* ist noch zu bemerken, dass derselbe bei Embryonen des Schafes an seiner dem Vorhofe zugewendeten oberen Wand wie kleine warzenförmige Hervorragungen besitzt, die auch am Vorhofsblindsacke der Schnecke an der entsprechenden Seite nicht fehlen.

Der *Utriculus*, *Sacculus* und die *Canales semicirculares* zeigen, nachdem sie einmal angelegt sind, abgesehen von der Bildung der dieselben später umgebenden lymphatischen Räume (Vorhofsraum) keine auffallenderen morphologischen Veränderungen mehr, weshalb ich auf folgende kurze Schilderung mich beschränke.

Maculae acusticae.

Am *Utriculus* und *Sacculus* treten die *Maculae acusticae* schon sehr früh auf, ebenso die Gehörhaare, die gallertige *Membrana tectoria* und die auf und in ihr liegenden *Otolithen*, worüber in der Anmerkung genauere Angaben folgen. Von den *Otolithen* finde ich, dass sie als ganz kleine punctförmige Körper auftreten, und lange Zeit in dieser Form verharren, bis sie endlich an Grösse zunehmen und allmälig eine krystallinische Form gewinnen.

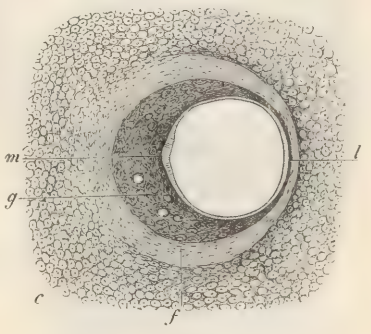


Fig. 457.

Ampullen und halbkreisförmige Kanäle unterscheiden sich schon sehr früh von einander. An den letzteren erkennt man bei älteren Embryonen den zuerst von C. Hasse bei der Schildkröte geschilderten eigenthümlichen Bau des Epithels (Anat. Studien II S. 261 Fig. 23, und vergl. Morph. und Histol. des Gehörorganes S. 70), welches an der concaven Seite höhere Cylinderzellen (die *Raphe*, Hasse) besitzt und auch an der gegenüberstehenden Wand etwas dickere Pflasterzellen zeigt als an den Seitenwänden (Fig. 457).

In den Ampullen tritt bei älteren Embryonen die *Membrana tectoria* Hasse, oder *Cupula terminalis* Lang als zierliche aber schwer zu erforschende Cuticularbildung auf, welche bisher bei den Säugethieren und

Fig. 457. Querschnitt durch den *Canalis semicircularis externus* eines Kaninchenembryo von 24 Tagen, 41,5mal vergr. *m Raphe tubuli membranacei* Hasse; *l* gegenüberstehende höhere Pflasterzellen; *g* Gallertgewebe um den *Tubulus membranaceus*, das später schwindet; *f* Periost des späteren Knochens; *c Cartilago petrosa*.

dem Menschen nur von Hasse bei Embryonen gesehen worden ist (vergl. Morphol. d. Gehörorg. S. 77), und von der ich, da noch keine Darstellung derselben veröffentlicht wurde, beistehende auch nicht ganz vollkommene Abbildung gebe.

Aquaeductus vestibuli s. Canalis endolymphaticus.

Die bis vor kurzem am wenigsten bekannte Bildung des Labyrinthes ist der *Recessus labyrinthi* oder *Aquaeductus vestibuli*, der *Canalis endolymphaticus* Hasse, dessen Verhalten in frühen Zeiten oben schon geschildert wurde. In Betreff der späteren Umbildungen dieses Kanales bei Embryonen verdanken wir Böttcher sehr genaue Aufschlüsse und da nun dieser Forscher dieselben Verhältnisse wie bei Embryonen auch bei erwachsenen Säugethieren (Katze) fand und später durch Axel Key und Retzius (Studien in der Anatomie des Nervensystems I. S. 211 Taf. XXXIV), Zuckerkandl (Ueber die Vorhofswasserleitung des Menschen in Monatsschrift für Ohrenheilkunde 1876) und Rüdinger (Ueber den *Aquaeductus vestibuli* des Menschen und bei *Phyllodactylus* in Zeitschr. für Anatomie u. Entw. II S. 214) der *Canalis endolymphaticus* auch für den erwachsenen Menschen nachgewiesen und zugleich durch C. Hasse (Anat. Unters. Heft IV) die vergleichend anatomische Bedeutung dieser Frage erschöpfend klar gestellt wurde, so erscheint jetzt dieser Ausläufer des Labyrinthbläschens in einem ganz anderen Lichte als früher und darf wohl unbedingt als ein physiologischer nicht unwichtiger Apparat bezeichnet werden.

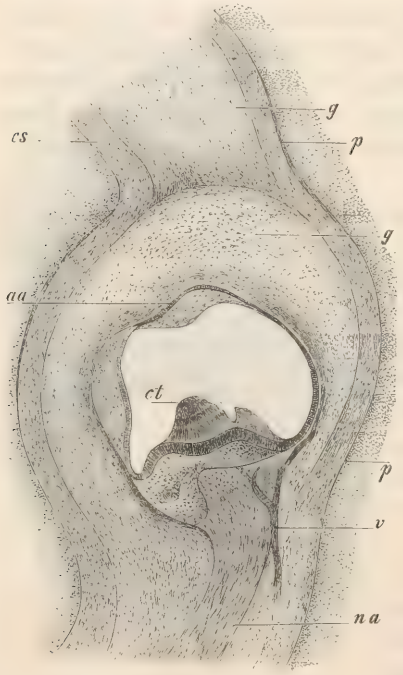


Fig. 458.

Bei den Embryonen von Säugethieren schnürt sich nach dem Auftreten der Schnecke und dem Erscheinen des *Recessus vestibuli*, so wie

Fig. 458. Ampulle des *Canalis semicircularis superior* eines Schafes von 9 cm mit den angrenzenden Theilen. Vergr. 38. *a a Ampulla anterior; n a Nervus ampullaris; c t Cupula terminalis* auf der *Crista acustica; v* Gefäss; *c s Canalis semicircularis; p* Periost des Ampullarraumes und des *Canalis semicircularis cartilagineus; g* Gallertgewebe zwischen demselben und dem *Canalis semicircularis membranaceus.*

der *Canales semicirculares* der mittlere Rest des Gehörbläschens, oder das, was ich früher das primitive Vorhofssäckchen nannte, in sehr eigenthümlicher Weise ab, die wir erst durch Böttcher kennen gelernt haben (S. dessen Figg. 11, 12, 15, 19). In erster Linie bildet sich eine Verengerung in der Nähe des *Canalis cochlearis*, aus welcher nach und nach der *Canalis reuniens* von Hensen hervorgeht. Dann zerfällt auch das primitive Vorhofssäckchen durch eine ringförmig vortretende Falte (S. Fig. 447) in zwei Abtheilungen, den *Alveus* und *Sacculus*, welche nun wie durch einen Kanal verbunden erscheinen und endlich wird dieser Kanal dadurch, dass die Abschnürungsfalte von der lateralen Seite gegen die Mündung des *Aquaeductus vestibuli* vorwächst, wie in den Bereich dieses Kanales gezogen und gewinnt es schliesslich den Anschein, als ob der *Aquaeductus* mit zwei Schenkeln einmal in den *Alveus* und zweitens in den *Utriculus* ausgehe (Böttcher Fig. 19, meine Fig. 456).

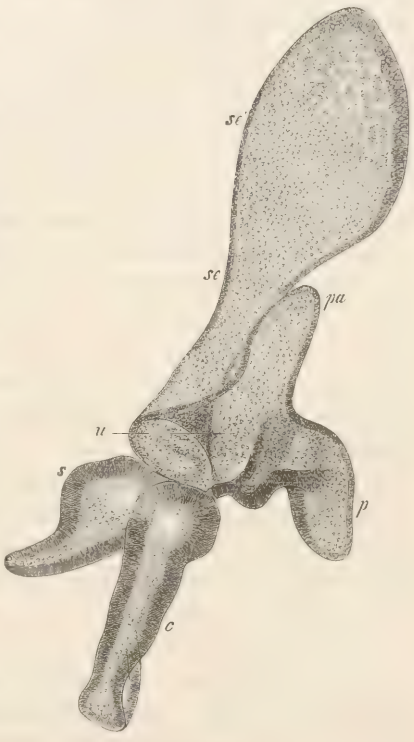


Fig. 459.

In Betreff des *Aquaeductus* selbst sei noch folgendes bemerkt. Derselbe ist vom Anfang an ein plattgedrückter Ausläufer des Ohrbläschens und erscheint in Seitenansichten oder in sagittalen Schnitten ganz anders als man denselben von Frontalschnitten her gewöhnlich sich denkt und darstellt. In dieser Ansicht stellt schon die Fig. 443 von einem jungen menschlichen Embryo den späteren *Canalis endolymphaticus* dar, und ähnliche Bilder geben die Figuren 440 und 459 von einem jüngeren und einem älteren Kaninchenembryo. Bei dem älteren

Fig. 459. Labyrinth eines Kaninchens von 16 Tagen, so wie es in einem seitlichen Sagittalschnitte des Kopfes erscheint. 38mal vergr. *s e Canalis endolymphaticus; s e' Saccus endolymphaticus* an seiner hinteren und der Seitenwand mit kleinen warzenartigen Zöttchen; *p* unterer Schenkel des *Canalis semicircularis posterior* mit *Ampulla*; *p a* gemeinschaftlicher Schenkel des oberen und hinteren Kanales; *c* Anfang des *Canalis cochlearis; s Can. semic. externus ? ; u Utriculus sive alveus communis.*

Embryo unterschied man an dem ganzen Gebilde deutlich einen unteren kanalartigen Gang *se*, den *Canalis s. Ductus endolymphaticus*, von einem oberen stark verbreiterten Theile *se'*, dem *Saccus endolymphaticus*, welcher letztere, wie Frontalschnitte lehren, innerhalb der *Dura mater* seine Lage hat und auch, wie schon Böttcher dies dargestellt hat, in der Querrichtung breiter erscheint als der Kanal. Bezüglich auf den Bau so fiel schon in diesem Stadium auf, dass der *Aquaeductus* in seinen verschiedenen Gegenden einen verschiedenen Bau besitzt. Im unteren kanalartigen Theile war das Epithel noch höher und dem cylindrischen sich nähernd, im oberen sackartigen Abschnitte dagegen an der medialen Wand dünn und pflasterförmig, an der lateralen dagegen scheinbar dick und höckerig oder warzig. Diese warzigen Verdickungen sind jedoch, wie Querschnitte lehren, einfach durch Vorsprünge der bindegewebigen Wand bedingt und möchten Anlagen von gefässhaltigen kleinen Papillen darstellen, wie sie Böttcher bei der erwachsenen Katze am Uebergange des *Canalis* in den *Saccus endolymphaticus* wahrgenommen hat (l. c. S. 39 Fig. 22). Aehnliche Warzen habe ich, wie oben schon erwähnt wurde, im *Sacculus rotundus*, im *Canalis reuniens* und im Vorhofsblindsacke des *Canalis cochlearis* von Embryonen gefunden, von welchen Gegenden dieselben meines Wissens von erwachsenen Geschöpfen noch unbekannt sind.

Noch eine andere von Böttcher bei erwachsenen Katzen zuerst geschilderte Bildung (l. c. S. 60) habe ich auch bei Embryonen gefunden, nämlich Nebenäste des *Canalis endolymphaticus* an der Stelle, wo derselbe im Knochen liegt, und zwar bei 7,5 cm langen Embryonen des Schweines (s. unten).

Verknöcherung des Labyrinthes.

Die Verknöcherung des Labyrinthes ist in neuester Zeit durch A. J. Vrolik einer sorgfältigen makroskopischen Untersuchung unterzogen worden, deren Ergebnisse weiter unten besprochen werden sollen. Vorher bemerke ich über die feineren Vorgänge folgendes. Die *Cartilago petrosa* zeigt bei ihrer Ossification das Auffallende, dass neben Knorpelverkalkungen und enchondralen Ossificationen, periostale Ablagerungen nicht nur an der Aussenfläche des Knorpels, sondern auch an der Gesammtoberfläche aller das Labyrinth begrenzenden inneren Räume sich finden, so wie dass selbst die in diesen Räumen enthaltene Bindesubstanz zum Theil (*Modiolus*, *Lamina spiralis ossea*, Grund des *Meatus auditorius internus*) einer Ossification unterliegt, die mit den periostalen Bildungen zusammenhängt. Da kein anderer knorpelig vorgebildeter Knochen dasselbe zeigt, so ist die Frage nicht müssig, wie die *Cartilago petrosa* zu denselben sich stellt. Mir scheint die Lösung einfach sich zu gestalten, wenn man annimmt, dass die *Cartilago petrosa*

ursprünglich ein hohles Kugelsegment sei, welches um das Labyrinth sich herumbildet und seine Oeffnung am *Meatus internus* (und am *Canalis aquaeductus vestibuli*) habe. Ist dem so, so ist die gesammte das Labyrinth begrenzende Oberfläche der *Cartilago petrosa* der äusseren Oberfläche des Knorpels gleich zu setzen, so dass sich die hier vorkommenden periostalen Ablagerungen leicht erklären, von welchen aus dann die Verknöcherungen im Innern der *Cochlea* nach der Art und Weise der gewöhnlichen periostalen Zacken anschiessen und sich weiter bilden.

Die periostalen Ablagerungen um die Labyrinthräume treten mit den oberflächlichen Ossificationen gleichzeitig auf und erlangen beide dadurch eine grössere Selbständigkeit, dass die Knorpelreste und der enchondrale Knochen hier länger sich erhalten als in anderen Fällen. Später machen dieselben einem spongiösen Gewebe Platz und dann lässt sich wie beim Neugeborenen die das Labyrinth umgebende periostale Schicht als eine besondere, dünne, das Labyrinth in allen seinen Theilen genau umgebende Hülse darstellen, welcher Zustand jedoch auch vorübergehend ist, indem zuletzt das ganze innere Gewebe der Pyramide fest und compact wird.

Die Verknöcherung der *Cartilago petrosa* zeigt in ihrem gröberen Verhalten beim Menschen und bei Säugethieren das Uebereinstimmende, dass dieselbe mit einer grösseren Zahl von Knochenpuncten auftritt, welche jedoch keine grössere Selbständigkeit besitzen, vielmehr schon vor dem Ende des embryonalen Lebens miteinander verschmelzen. Da ferner nach Vrolik in der Zahl und dem Auftreten dieser Puncte beim Menschen und bei Säugethieren mannigfache Abweichungen vorkommen, so wird es nicht unwahrscheinlich, dass diesen Knochenpuncten keine grössere Bedeutung zukommt, worüber jedoch erst sehr ausgedehnte vergleichend-anatomische Untersuchungen bestimmte Aufschlüsse geben können. Immerhin ist schon jetzt so viel sicher, dass die Aufstellung von Huxley, dass das Felsenbein aus drei Stücken, dem *Prooticum*, *Epoticum* und *Opisthoticum* sich aufbaue, in der Entwicklung der *Cartilago petrosa* der Säuger vorläufig keine Stütze findet.

Beim Menschen bilden sich nach A. J. Vrolik an dem genannten Knorpel folgende Ossificationspuncte:

1) Auf der ersten Windung der Schnecke in der Gegend des *Promontorium* (*Opisthoticum*, Huxley). Zuerst gesehen bei einem Embryo von 17 cm, dessen Felsenbein sonst noch ganz knorpelig war. Findet sich auch beim Rinde, der Ziege, dem Schweine, dem Kaninchen und dem Hunde.

2) Ein Knochenkern in der Brücke zwischen dem *Meatus internus* und dem *Hiatus canalis Fallopiae*, der auch das *tegmen tympani* bildet und

bis zur *Fenestra ovalis* reicht (*Prooticum*, Huxley). Gesehen bei menschlichen Embryonen von 21 cm Länge an und beim Rinde, Schweine, Kaninchen und Hunde.

3) Ein Punct in der Gegend des gemeinschaftlichen Schenkels des oberen und unteren halbkreisförmigen Kanales in der Nähe und in Einer Höhe mit der *Apertura aquaeductus vestibuli*. Gesehen bei einem Embryo von 21 cm, dann bei der Ziege, dem Schafe, dem Schweine und dem Hunde.

4) Zu derselben Zeit tritt beim Menschen auch ein Knochenpunct auf der *Cochlea* auf, der bei keinem Thiere in derselben Weise sich fand.

Diese vier Knochenpuncte wachsen rasch und finden sich schon bei Embryonen von 24 cm (6. Monat), auch wohl früher, zu Einem Stücke verschmolzen. Diese knöcherne Pyramide vereint sich dann noch vor der Geburt mit der *Pars mastoidea*, in welcher selbständig zwei Knochenpuncte auftreten, ein hinterer und ein vorderer, von denen der hintere, auf dem äusseren halbkreisförmigen Kanale gelegene (*Epoticum* Huxl.) zuerst mit der Pyramide verschmilzt. Man vergleiche auch die in Vielem abweichenden Angaben des Seite 501 citirten Werkes von Rambaud und Renault.

Anschliessend an diese Darstellungen sei noch folgendes über das Aeussere der *Cartilago petrosa* bemerkt. Dieser Knorpel hat eine ganz andere Form als die spätere Pyramide und zeigt namentlich auch keinen *Canalis caroticus*, keine *Tuba Eustachii* und nur einen ganz kurzen Fallopi'schen Kanal, der vom *Meatus internus* zum *Hiatus* reicht. Erst mit der Ossification treten nach und nach Knochenlamellen auf, welche zur Entstehung der genannten Kanäle führen, und verdient besonders der Fallopi'sche Kanal Beachtung. Nachdem schon L. Joseph angegeben hatte, dass der Fallopi'sche Kanal bei Embryonen nur bis zum *Hiatus* reiche (Zeitschr. für rat. Med. 1866 Bd. 28 S. 111), was später A. J. Vrolik, Rüdinger und Gegenbaur (ll. ii. cc.) bestätigten, hoben Vrolik und Gegenbaur hervor, dass der *Nervus facialis* vom *Hiatus* bis zum späteren *Foramen stylo-mastoideum* eigentlich extracraniell liege, so dass alle hier abgehenden Aeste mit äusseren Facialisästen niederer Wirbelthiere zu vergleichen seien (Vrolik, Gegenbaur). Der über der *Fenestra ovalis* verlaufende horizontale Theil des Fallopi'schen Kanals ist am Knorpel nur durch eine seichte Rinne angedeutet (Fig. 462), während der letzte verticale Abschnitt an der *Cartilago petrosa* gar nicht ausgesprochen ist und nur das spätere *Foramen stylomastoideum* durch eine lateralwärts vom 2 Kiemenbogen oder dem Reichert'schen Knorpel, und medianwärts vom Zitzenfortsatze begrenzte Spalte angedeutet ist (Figg. 269, 292*f*, 461). Die vollständige Ausbildung des Fallopi'schen Kanales fällt in die Zeit

der Verknöcherung, doch ist derselbe auch bei Erwachsenen fast niemals vollständig von knöchernen Wandungen umgeben, und zeigt namentlich, wie Henle mit Recht hervorhebt, fast immer über der *Fenestra ovalis* eine nur durch Weichtheile (*Periost*, *Mucosa*) geschlossene Lücke. In Betreff des *Canalis caroticus* und der *Tuba* vergleiche man die Arbeit von Rüdinger (l. i. c.).

Eine auffallende Bildung an der embryonalen *Cartilago petrosa* ist auch die längst bekannte tiefe, unter der vom *Canalis semicircularis superior* herrührenden *Eminentia arcuata* befindliche Grube, auf welche v. Tröltsch in neuerer Zeit die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Diese *Fossa subarcuata* (v. Tröltsch) geht nach diesem Autor durch das ganze knöcherne Felsenbein hindurch und mündet hinter der Ohrmuschel mit grosser zackiger Oeffnung an der Aussenfläche des späteren *Processus mastoideus*, anfänglich noch von einer Knorpellage bedeckt, bei Neugeborenen dagegen frei. Als Inhalt dieses Kanales findet v. Tröltsch eine Arterie und auch wohl eine Vene (Arch. für Ohrenh. IV S. 128; Lehrbuch d. Ohrenheilk. 6. Aufl. S. 196). Ich finde die *Fossa subarcuata*, die schon in der ersten Auflage und in meiner Mikr. Anat. in den hier wiederholten Figg. 278, 280, 281 dargestellt ist, anfänglich in der Tiefe durch Knorpel geschlossen. Später jedoch entwickeln sich in der *Cartilago petrosa* in dieser Gegend Gefässe und im Innern Höhlungen, so dass dann bei der Verknöcherung in der That, wie v. Tröltsch angibt, ein durchgehender Kanal entsteht, der von einem gefässhaltigen Bindegewebsstrange erfüllt wird. Derselbe schliesst sich nach der Geburt nach und nach, doch bleibt, wie man weiss, an der Stelle der früheren *Fossa subarcuata* eine enge Spalte übrig.

Durch die angegebenen Verhältnisse erklärt sich auch das auf den ersten Blick so fremdartige Vorkommen von zwei Muskeln in der Tiefe der Pyramide, des *Tensor tympani* und des *Musculus stapedius*. Beide Muskeln liegen, wie bei Embryonen leicht zu zeigen ist (S. Gegenbaur S. 439 l. c.), ursprünglich an der Aussenfläche des Schädels und sind den Kiemenbogenmuskeln homolog. Vom *Stapedius* bemerke ich noch, dass derselbe bei Embryonen mit der Hauptmasse seines Muskelbauches an der m e d i a l e n Seite des *Nervus facialis* seine Lage hat, was in Anbetracht der späteren Lage des Sehnenendes des Muskels an der vorderen Seite des *Facialis* Beachtung verdient; doch liegt auch bei Erwachsenen der Muskelbauch des *Stapedius* an der medialen Seite des *Nervus facialis*, und nicht an der lateralen Seite, wie Joseph vom unteren Ende des *Canalis stapedii* angibt.

Labyrinth der Säugethiere. Gehörbläschen junger Kaninchenembryonen.

Ich füge hier noch eine Reihe Einzelnheiten über die Entwicklung des Labyrinthes der Säugethiere bei.

Eben sich abschnürende Labyrinthblasen des Kaninchens sind rundlich viereckig und 0,182 mm hoch Fig. 438). Sind dieselben ganz abgeschnürt, so werden dieselben birnförmig, indem sie nach oben sich zuspitzen und erreichen schon am 10. Tage die Höhe von 0,30—0,43 mm, welche letztere Grösse das Labyrinth der Fig. 440 darbot, während die Breite 0,27 mm und die Wanddicke an der medialen und vorderen Seite 54—59 μ oben und seitwärts 21 μ betrug. Ein Horizontalschnitt der Labyrinthbläschen vom 11. Tage (Fig. 442) zeigte einen *Diameter antero-posterior* von 0,38 und 0,43 mm, eine grössere Breite vorn von 0,38 und 0,33 mm und eine Dicke der Wand vorn von 64—70 μ, an der medialen Seite von 43—48 μ und lateralwärts von 21—37 μ. Am 14. Tage misst das Labyrinthbläschen, an dem nun bereits die Differenzirungen begonnen haben (Fig. 441), 0,54 mm in der Höhe und liegt in einem dichteren Gewebe drin, welches im Uebergange in Knorpelgewebe begriffen ist, jedoch erst am 15. und vor allem am 16. Tage entschieden zur *Cartilago petrosa* sich gestaltet.

Die weiteren Umgestaltungen der Labyrinthblase schildere ich nun an den einzelnen Theilen derselben für sich.

Utriculus. Sacculus.

Die Vorhofssäckchen, der *Utriculus s. Alveus communis* und der *Sacculus* zeigen ihre *Maculae acusticae* sehr früh. Bei einem Rindsembryo von 22 mm waren dieselben zwar noch nicht bestimmt als solche zu erkennen, doch mass jetzt schon die mediale Wand der zwei noch nicht stärker abgeschnürten Labyrinthsäckchen 27—54 μ, während die laterale Wand nur 5—10 μ dick war. Ein Rindsembryo von 35 mm zeigte dagegen die beiden *Maculae* ganz deutlich mit einer Dicke von 64 μ, scheinbar aus mehreren Reihen von Zellen bestehend. An der Oberfläche waren auch schon kleine Hörhaare da und ein heller dünner Beleg, den ich als erste Andeutung der *Membrana tectoria* auffasse, obwohl von Otolithen noch keine Spur zu sehen war. Dasselbe zeigten Schweineembryonen von 32 mm Länge und Kaninchenembryonen von 17—20 Tagen oder 20—38 mm Länge, nur dass bei den ältesten unter diesen die Otolithen als ungemein feine Punktmassen auf der *Membrana tectoria* zu erkennen waren.

Ganz ausgeprägt waren die *Maculae* bei älteren Thieren. Kaninchen von 24 Tagen und 60 mm Länge zeigten das Epithel der *Macula sacculi* 57 μ dick, während die *Membrana tectoria* sammt dem Otolithenbeleg 38 μ mass. Die Otolithen waren jetzt schon deutlich von krystallinischer Gestalt 3,8—5,7 μ gross. Bei Schafen von 9 und 11 cm war die Entwicklung weiter zurück. Das Epithel der *Maculae* und die *Membrana tectoria* waren dünner (beide von 27—30 μ) und an der Stelle der Otolithen nichts da als ganz feine Körner, die die Oberfläche der *Membrana tectoria* wie eine feinpunctirte Membran erscheinen liessen. Dagegen war bei Schweineembryonen die Entwicklung derselben Theile weiter vorgeschritten. Embryonen von 7,5 cm zeigten das Epithel der *Maculae* 45—49 μ dick und die Otolithen auf der dünnen *Membrana tectoria* meist punctförmig jedoch mit einzelnen etwas grösseren, schon eckigen Körperchen. Dagegen waren bei Schweineembryonen von 9 cm die Gehörsteine gut ausgebildete Krystalle von 19—34 μ Länge und das Epithel der *Maculae* 45—57 μ dick.

Bei keinem Embryo zeigte die *Membrana tectoria* einen bestimmten Bau,

machte vielmehr überall den Eindruck einer structurlosen Gallerte. Unregelmässige Strichelungen und Körnelungen, die fast immer in ihr vorkamen, betrachte ich als zufällige Gerinnungen. Ich fasse dieselbe als eine weiche *Cuticula* auf, in deren Substanz in der Nähe der freien Fläche die Otolithen als anfangs kleine Körnchen sich bilden.

Bei Schafembryonen von 11 cm besass die obere und laterale Wand des *Sacculus* kleine Papillen.

In Betreff der *Canales semicirculares membranacei* bemerke ich vor Allem, dass die Entwicklung derselben schon früh erfolgt und schwer zu beobachten ist, auch habe ich dieselbe bisher nur bei Rindsembryonen von 19—22 mm genauer verfolgt (Fig. 445). Nachdem was ich hier gesehen, sprossen aus dem Theile des Labyrinthes, der zum *Utriculus* sich gestaltet, breite, platte Duplicaturen von halbkreisförmiger Gestalt hervor, die dann am freien Rande sich ausweiten, während in der Mitte die zwei Lamellen der Ausbuchtung verwachsen und dann spurlos schwinden. Die Fig. 445 zeigt von einem 19 mm langen Rindsembryo das erste Auftreten der betreffenden Ausbuchtungen, während bei einem Embryo von 22 mm die Abschnürung eben im Gange und z. Th. schon vollendet war. Die eben abgeschnürten Kanäle massen 0,1 mm im Durchmesser und zeigten keine Spur der *Raphe* von Hasse, vielmehr war gerade umgekehrt die distale Wand derselben dicker als die proximale (32—34 μ zu 10 μ). Auch fehlte an allen Kanälen eine Faserwand vollständig und lagen die Epithelialröhren unmittelbar in dem allerdings noch nicht ganz ausgeprägt knorpeligen *Petrosum* drin. Bei einem Rindsembryo von 35 mm fanden sich die Kanäle bereits 0,22 mm breit und mit Ampullen versehen. Die senkrechten Kanäle hatten an der convexen und medialen Wand ein dickeres Epithel als an den anderen Seiten und der *Canalis externus* an der unteren und convexen Seite. Halbkreisförmige Kanäle.

Schweineembryonen zeigten bei 32 mm Länge Ampullen und Canäle von 0,13 mm ohne *Raphe*, aber mit einem dickeren Epithel an den vom Rinde angegebenen Stellen von 26 μ auf 16 μ an den anderen Seiten. Ein Schweineembryo von 9 cm liess eine schöne poröse *Cuticula* auf den *cristae acusticae* der Ampullen erkennen, die eine *Cupula* zu bilden schien und die *Raphe* der Kanäle war schon bei Embryonen von 7,5 cm an Kanälen von 0,19 mm Weite da.

Kaninchenembryonen besitzen bereits am 15. Tage Ampullen von 0,09—0,11 mm Durchmesser und *Cristae acusticae* und Kanäle von 48—84 μ Breite an verschiedenen Stellen. Am 18. Tage erkennt man an den *Cristae acusticae* einen Cuticularsaum von 9 μ Dicke, am 20. Tage ist die *Raphe* in den Kanälen angedeutet und am 24. Tage ganz ausgeprägt (Fig. 457). Am 0,22 mm breiten *Canalis externus* ist die *Raphe* dick 19 μ, die gegenüberliegenden Zellen 7,6—11,0 μ und das Epithel der andern Wände 3,8—5,7 μ.

Schafembryonen von 9 cm wurden deswegen beachtenswerth, weil die *Cristae acusticae* ihrer Ampullen die *Cuticula*, verhältnissmässig schön erhalten und besser als ich sie sonst gesehen, zeigten (Fig. 458). Diese *Cuticula* bildete in der Mitte einen Aufsatz (*Cupula*) von 0,14—0,16 mm Höhe, war an der Oberfläche (?) gestrichelt oder streifig und in der Tiefe mit Poren versehen, in die die Hörhaare hineinragten. Das Ganze machte den Eindruck einer festeren Bildung und war ganz verschieden von der *Membrana tectoria* der *Maculae acusticae*. Und doch ist diese Bildung sehr vergänglich, oder fällt

leicht ab und entzieht sich dem Blicke, da dieselbe im Ganzen nur selten zur Anschauung kommt. — Bei Schafembryonen von 12 cm haben die halbkreisförmigen Kanäle sternförmige Pigmentzellen in ihrer bindegewebigen Wand und messen 0,28 mm.

Aquaeductus vestibuli.

Der *Aquaeductus vestibuli* oder *Canalis endolymphaticus*, dessen erstes Auftreten schon im Texte berührt wurde, ist bei Kaninchen von 12 Tagen (5—7 mm) 0,39 mm lang und beträgt im *Diameter antero-posterior* 0,18 mm. Am 16. Tage (Fig. 459) ist die Höhe des nun deutlich in Kanal und Sack geschiedenen Gebildes 1,14 mm, der *Diameter antero-posterior* des Sackes 0,37—0,45, die Breite (quere Durchmesser desselben 0,17, während der Kanal 0,085—0,17 mm misst. Die mediale Wand des Sackes trägt ein Pflasterepithel von 16 μ Dicke, während an der lateralen Wand nicht nur das Epithel dicker ist, sondern hier auch Papillen vorkommen, die 54—60 μ massen. Bei einem Kaninchenembryo von 24 Tagen mass der *Canalis endolymphaticus* 0,13 mm und der Schenkel zum *Utriculus* 16 μ im Lumen.

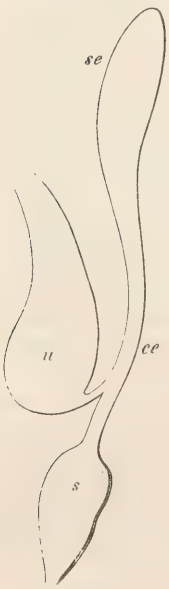


Fig. 460.

Ein Rindsembryo von 22 mm zeigte am *Saccus endolymphaticus* einen *Diameter antero-posterior* von 0,2 mm und den *Diameter transversus* von 0,14 mm, während die epitheliale Wand vorn 48 μ und hinten 37 μ betrug. Bei einem Rinde von 35 mm reichte der *Saccus endolymphaticus* innerhalb der *Dura mater* an der medialen Seite der *Cartilago petrosa* und des über derselben befindlichen *Sinus venosus* (*Sinus petrosus superior*?) bis nahe an die *Squama occipitalis cartilaginea* heran.

Ein Schweineembryo von 32 mm besass einen *Aquaeductus* von 2,0 mm, dessen Breite am Sacke 0,14, unter der Mitte 0,11, in der *Cartilago petrosa* 0,17 und an der Mündung 0,056 mm betrug. Bei einem Schweineembryo von 7,5 cm mass ich die Verbindungsäste des *Canalis endolymphaticus*. Derjenige zum *Utriculus* war 0,42 mm lang und 7,6—11,4 im Lumen weit; der Gang zum *Sacculus* dagegen betrug in der Länge 0,51 mm und in der Weite 53—57 μ. Der ganze *Aquaeductus* vom *Sacculus rotundus* an bis zur Spitze des *Saccus endolymphaticus* betrug 3,7 mm und die Breite des *Saccus endolymphaticus* 0,31 mm (Fig. 460). An der Spitze des *Saccus* fanden sich cylindrische Zellen, weiter unten Pflasterzellen von 16 μ Höhe. Papillen fehlten, dagegen fanden sich im *Canalis endolymphaticus*, da wo er durch die *Cartilago petrosa* zieht und auch noch am Anfange des in der Schädelhöhle gelegenen Theiles des *Aquaeductus* eine gewisse Zahl kleiner blinder Aussackungen von 37—43 μ Länge und Breite.

Vom Schafe habe ich drei ältere Embryonen untersucht. Ein solcher von 9 cm zeigte den Schenkel des *Aquaeductus* zum *Sacculus* 59—64—70 μ

Fig. 460. *Canalis endolymphaticus* eines Schweineembryo von 7,5 cm. Vergr. 15,5. *U Utriculus* mit einem Theile des *Canalis semicircularis superior; s Sacculus* mit der *Macula acustica* an seiner medialen Seite; *ce Canalis endolymphaticus* mit seinen beiden Aesten zum *Utriculus* und *Sacculus; se Saccus endolymphaticus.*

weit, den zum *Utriculus* von 21—27 μ im Lumen mit einer Mündung von 37 μ. Die Länge dieses Schenkels betrug 0,23 mm, die des anderen konnte nicht gemessen werden. Bei einem Embryo von 11 cm mass der *Canalis endolymphaticus* am unteren Ende 0,23—0,31 mm im *Diameter antero-posterior* und 0,13 mm in der Breite. Der Verbindungskanal zum *Utriculus* war 0,31 mm lang und am Anfang 81 μ und weiterhin 57 μ weit. Ein Schafembryo von 12 cm endlich zeigte den Verbindungskanal zum *Utriculus* 0,37 mm lang und nahe am *Utriculus* 11 μ weit, mit einer Wandstärke von 21 μ, während gegen den 0,12 mm weiten Stamm des *Canalis endolymphaticus* zu das Lumen immer grösser wurde, auf 27 μ, 43 μ und schliesslich auf 54 μ sich erweiterte. Der Verbindungskanal zum *Sacculus* war 0,29 mm lang und 54 μ weit.

Aus diesen Beobachtungen geht die vielleicht physiologisch verwerthbare Thatsache hervor, dass der *Saccus endolymphaticus* mit dem *Sacculus* in weiterer Verbindung steht, als mit dem *Utriculus*.

In Betreff des *Canalis reuniens* vom *Sacculus* zur Schnecke habe ich nur wenig Erfahrungen, da dieser Theil am seltensten in Schnitten ganz erhalten ist. Bei einem Rindsembryo von 35 mm mass dieser Kanal 0,081 mm in der Länge und bei einem Schweineembryo von 32 mm 0,14 mm, während die Weite 28 μ betrug. Ein Schafembryo von 9 cm zeigte den Kanal 0,35 mm lang und 59 μ weit und bei einem Schafembryo von 12 cm betrug die Weite 0,14 mm. Der Vorhofsblindsack der Schnecke trat bei jüngeren Embryonen nicht vor, bildete dagegen bei dem in Fig. 456 dargestellten Labyrinthe einen Anhang von 0,27 mm grösster Entwicklung. *Canalis reuniens.*

Die Schnecke anlangend bemerke ich in erster Linie, dass bei Rindsembryonen von 19—22 mm das Epithelialrohr des *Canalis cochlearis* einer Faserhülle ganz und gar entbehrt, und wie das ganze Labyrinth von einem gleichartigen, knorpelähnlichen, kleinzelligen Gewebe umschlossen wird. Gleichzeitig mit den Windungen des Schneckenkanales und dem Knorpel des *Petrosum* bildet sich auch das umhüllende Fasergewebe aus und ist bei Rindsembryonen von 35 cm schon gut ausgeprägt. Der *Canalis cochlearis* ist jetzt 0,39 mm breit und besitzt an der tympanalen Seite ein Epithel bis zu 86 μ Dicke, an der vestibulären Seite von 16—21 μ in minimo. Cochlea.

Bei einem Schweineembryo von 32 mm misst der *Canalis cochlearis* 0,35 mm und sein Epithel, an dem die *Membrana Cortii* vielleicht schon als ganz zarter Saum vorhanden war, 70—75 μ auf 10—27 μ. Auffallend war mir bei diesem Embryo, dass das *Ganglion spirale* des *Nervus cochleae* nur im Bereiche der ersten Schneckenwindung zu erkennen war. Ein Schweineembryo von 7,5 cm zeigte den *Canalis cochlearis* von demselben Durchmesser wie der jüngere Embryo, dagegen betrug das Epithel an der dicksten Stelle nur noch 54 μ und an der *Membrana Reissneri* 16 μ. Die Corti'sche Membran ist in diesem Stadium sehr deutlich, dagegen fehlen noch die Zähne erster Ordnung. Beim Kaninchen habe ich die *Membrana Cortii* erst am 20. Tage gesehen, in welcher Zeit der *Ductus cochlearis* am Anfange 0,28 und am Kuppelblindsacke 0,29 mm mass. Auch hier ging der Schneckenkanal etwas weiter als das *Ganglion spirale*. Den Beginn der Bildung der *Scalae* fand ich bei Kaninchenembryonen von 24 Tagen und bei Schafembryonen von 9 cm.

Die Umhüllungen des Labyrinthes anlangend, bemerke ich folgendes, was für die Schnecke eben so gut, wie für das Vestibulum gilt. Das epitheliale Labyrinth, der Abkömmling des primitiven Gehörbläschens, besitzt an- Umhüllungen des Labyrinthes

fänglich keine andere Umhüllung als die Anlage der *Cartilago petrosa* und gibt es eine kurz vorübergehende Zeit, in der man sagen kann, dass das Labyrinth direct von jungem Knorpel, oder wenn man lieber will, von einer ganz gleichartigen, kleinzelligen, knorpelähnlichen Substanz umgeben sei, von der später das meiste zu Knorpel wird. Dann differenzirt sich weiter die Umgebung so, dass die dem Labyrinthe unmittelbar anliegenden Elemente zu Fasergewebe, die weiter abstehenden zu Knorpel sich umbilden und aus diesem anfänglich ganz gleichartigen Fasergewebe gehen dann durch weitere Umgestaltungen das innere Perichondrium, die Faserwand des Labyrinthes und das zwischenliegende Zellengewebe hervor, wie wir diess oben schon sahen. Dieses innere Fasergewebe hat einmal gebildet ein selbständiges Wachsthum, das durch zahlreiche in dasselbe eindringende Blutgefässe mächtig gefördert wird, ebenso wächst auch das epitheliale Labyrinth selbst in allen seinen Theilen sammt dem *Nervus acusticus* und wird so der dasselbe umschliessende Hohlraum der *Cartilago petrosa* immer grösser. Wie der Knorpel hierbei sich verhält, ist schwer zu sagen, doch scheint mir die Annahme, dass derselbe selbständig mitwuchert und nicht einfach mechanisch ausgedehnt wird, die zusagendste.

Ausführliche Mittheilungen über fast alle in dieser Anmerkung besprochenen Verhältnisse findet man in der ausgezeichneten Arbeit von A. Böttcher, auf welche ich hiermit noch verweise mit dem Bemerken, dass die von uns beiden gefundenen Zahlen nicht in allen Beziehungen stimmen und dass daher noch ausgedehntere Untersuchungen nöthig sein werden, um gewisse Verhältnisse festzustellen.

§ 50.

Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres.

Allgemeines. Das mittlere und äussere Ohr entwickelt sich in seinen Höhlungen unter wesentlicher Betheiligung der ersten Kiemenspalte. Diese Spalte schliesst sich in ihrem ganzen vorderen Abschnitte, erhält sich dagegen in ihrem hintersten Theile wegsam mit Ausnahme einer kleinen dicht an der äusseren Oberfläche gelegenen Stelle, welche verwächst und zum Trommelfelle sich gestaltet. Aus der an der Aussenfläche des Trommelfelles gelegenen Grube und ihren Wandungen entwickelt sich der *Meatus auditorius externus* und das äussere Ohr, während der mediale Rest der Kiemenspalte die Paukenhöhle und die *Tuba Eustachii* liefert. — Die schon oben (§ 33) besprochenen und aus dem 1. und 2. Kiemenbogen hervorgehenden Gehörknöchelchen liegen anfangs über und hinter der Paukenhöhle und kommen erst nachträglich scheinbar in die Paukenhöhle zu liegen, was auch von der *Chorda tympani*, dem *Stapedius* und den Bändern der *Ossicula* gilt.

Cavitas tympani. Die Paukenhöhle und die *Tuba Eustachii* entwickeln sich unzweifelhaft aus dem medialen Theile des hinteren Abschnittes der

ersten Kiemenspalte, welcher jedoch nicht ohne weiteres und unmittelbar zu diesen Theilen sich umbildet, sondern in einen nach aussen, oben und hinten gerichteten Fortsatz auswächst, der wesentlich zur Paukenhöhle sich gestaltet und daher, nach Analogie einer von Moldenhauer angewandten Bezeichnung, *Canalis tubo-tympanicus* genannt werden kann. Während dies geschieht, bildet auch der anfangs ganz seichte *Meatus externus*, der nicht allein durch Wucherungen seiner äusseren Umgebungen sich vertieft, einen ähnlichen entgegengesetzt gerichteten hohlen Fortsatz und so entwickeln sich dann Verhältnisse, wie die Fig. 461 sie wiedergibt. An diesem Frontalschnitte sieht man den *Meatus externus* horizontal bis fast zur Hälfte des *Canalis pharyngo-tympanicus* eindringen, dessen oberer über dem Hammer *m* gelegener Theil den *Canalis tubo-tympanicus* darstellt. Der *Canalis pharyngo-tympanicus* oder die spätere *Tuba* und *Cavitas tympani* ist in diesem Stadium schon sehr eng und zwar am engsten in dem Abschnitte, der später zur Paukenhöhle wird, es vergrössert sich jedoch nach und nach sein tympanaler Theil in der sagittalen Richtung und gestaltet sich zu einem seitlich plattgedrückten Hohlraume, während die spätere *Tuba* mehr kanalartig bleibt. Dagegen verengern sich die Höhlungen dieser Räume in der Richtung von aussen nach innen je länger je mehr und nähern sich deren Wandungen bald so, dass dieselben sich berühren und das *Lumen* ganz, oder nahezu ganz schwindet. Die Ausbildung dieser Verhältnisse hängt mit der Entwicklung eines eigenthümlichen gallertigen Bindegewebes zusammen, welches v. Tröltsch zuerst an der medialen Wand der Paukenhöhle des menschlichen Fötus

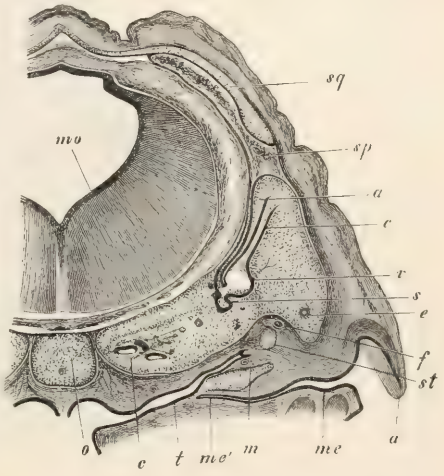


Fig. 461.

Fig. 461. Schädel eines Schafembryo von 27 mm in der Gegend des Gehörorganes frontal durchschnitten und 10,5 mal vergr. *mv* Hinterhirn; *o* Occipitalknorpel mit Chorda; *c Cochlea; t Tuba; me Meatus auditorius externus; me'* Ende desselben; *m Malleus* mit Trommelfell; *c Canalis semicircularis superior; e C. semicircularis externus; s Sacculus; st Stapes; f Nervus facialis; a Auricula; v Alveus communis; av Aquaeductus vestibuli* (ist durch Versehen nur mit *a* bezeichnet); *sp Sinus petrosus superior; sq Squama cartilaginea.*

gesehen hat (Würzb. Verh. 1858 IX S. LXXVIII und Anatomie des Ohres 1860 S. 66). Von mir wurde dieses Gewebe, welches aus zierlicher einfacher Bindesubstanz mit zahlreichen Gefässen besteht, weiter verfolgt (Würzb. Verh. 1858 und Entw. Erste Aufl. und gezeigt, dass das-

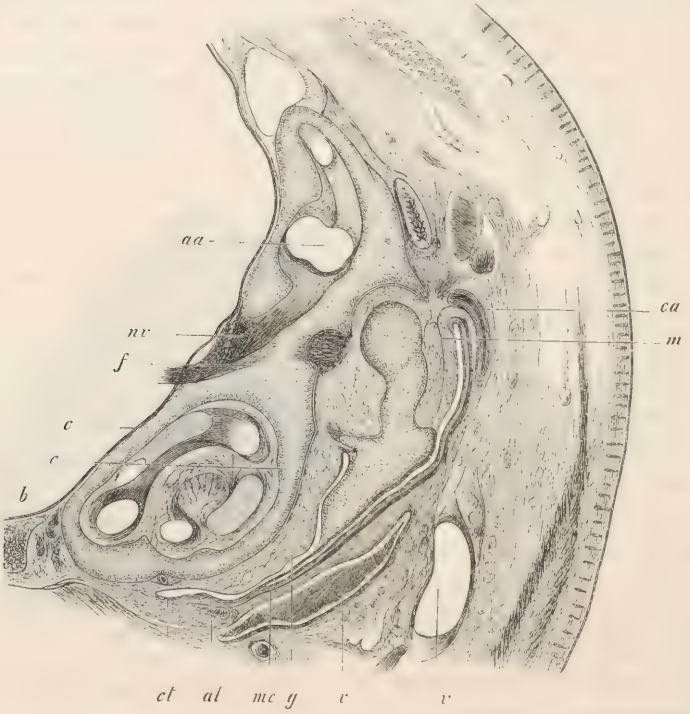


Fig. 462.

selbe bei Embryonen bis zur Geburt die Paukenhöhle und Tuba verschliesst und auch die Gehörknöchelchen umhüllt. Zur richtigen Auffassung der Verhältnisse der fötalen Paukenhöhle und Tuba kann die

Fig. 462. Frontalschnitt durch die Gehörgegend eines Kaninchens von 24 Tagen. Vergr. 11,4. *a a Ampulla superior* mit dem *Canal. semicirc. superior; n v Nervus vestibuli; f* Facialis, weiter lateralwärts der Querschnitt desselben am Austritte aus dem ganz kurzen *Canalis Fallopiae; c Cochlea; b Basis cranii (basilare); c t* unterstes Ende des *Canalis pharyngo-tympanicus*, hier die spätere Tuba; *a t Annulus tympanicus; m e* tiefster Theil des *Meatus auditorius externus*, der jetzt als verschlossene Spalte längs des Hammers hinzieht bis in die Höhe von *c a* dem Knorpel des äusseren Ohres. Ueber diesem Knorpel der Durchschnitt der *Squama temporalis; v v* Venen (Aeste der *Jugularis externa?*); *m* Hammer, lateralwärts mit dem *Processus externus*, medianwärts mit der Insertion des *Tensor tympani*, unter der noch ein anscheinend fibröser kleiner Strang an den Hammer geht.

Fig. 462 dienen, in welcher der Deutlichkeit halber das *Cavum tubo-tympanicum et* als eine leicht klaffende Spalte dargestellt ist. Dieses *Cavum*, dessen *Ostium pharyngeum* nicht getroffen ist, erstreckt sich in der verticalen Richtung nicht weiter als bis zum oberen Ende des Hammergriffes oder bis an die Insertionsstelle des *Tensor tympani* und reicht nach hinten auch nur bis zu demselben Muskel oder einer die Sehne desselben treffenden Frontalebene. An der medialen Seite wird dasselbe begrenzt von einem dicken, die knorpelige Schnecke überlagernden Gallertgewebe *g*, während an der lateralen Seite das Trommelfell und der Hammergriff ihre Lage haben und hier die Gallertsubstanz fehlt. Die Gehörknöchelchen liegen mit Ausnahme des lateralwärts befindlichen Hammergriffes über und hinter der Paukenhöhle in einem besonderen, etwas festeren Gallertgewebe, dessen Menge und Lagerung aus der Fig. 462 hinreichend deutlich hervorgeht. In demselben Gewebe liegt auch der *Nervus facialis* von der Gegend des *Hiatus* an, an seiner oberen und hinteren Seite von einer Rinne in der *Cartilago petrosa* begrenzt, ferner die *Chorda tympani* und der *Musculus stapedius*, der an der medialen Seite des *Facialis* sich befindet, endlich die Sehne des *Tensor tympani*, dessen Muskelbauch in dem Gallertgewebe an der lateralen Seite der Cochlea ihre Lage hat.

Das eben besprochene Gallertgewebe und die eigenthümliche Lage der Gehörknöchelchen, welche letztere zuerst von A. Fr. Günther (Beob. über die Entwickl. d. Gehörorganes, Leipzig 1842 S. 50) einigermassen berücksichtigt worden ist, erhält sich während der ganzen Fötalperiode und finden sich beide Verhältnisse noch bei reifen Früchten fast ebenso ausgeprägt, wie bei jungen Embryonen. Erst mit dem Eintritte der geathmeten Luft in die *Tuba* und Paukenhöhle ändern sich die fötalen Zustände und macht das Gallertgewebe, indem es atrophirt, einer gewöhnlichen Schleimhaut Platz, in Folge welcher Veränderungen dann die Paukenhöhle sowohl an ihrer medialen Seite, als nach oben und hinten an Umfang gewinnt und die *Ossicula* scheinbar in ihr Inneres zu liegen kommen, obschon dieselben, wie bekannt, allerwärts von der Schleimhaut bekleidet und doch eigentlich von aussen in sie eingeschoben sind. Ganz einfach sind übrigens die Verhältnisse bei dieser Ausdehnung der Paukenhöhle und Wucherung der Paukenhöhlenschleimhaut doch nicht, vielmehr finden an gewissen Stellen Verwachsungen derselben, an anderen Resorptionen der Schleimhaut statt, wie jeder leicht einsehen wird, der sich die Mühe geben will, die genaueren Verhältnisse der Lage der Knöchelchen und der übrigen in der Paukenhöhle befindlichen Theile zu überdenken. Als die hauptsächlichsten Stellen, an denen solche Vorgänge statthaben, mache ich namhaft: die Sehne des *Tensor tympani*,

den Steigbügel, die *Chorda tympani*, die oberen Enden von Hammer und Ambos, die alle ringsherum von der *Mucosa* bekleidet sind. Im Uebrigen sind die genaueren Verhältnisse dieser Umwandlungen noch zu untersuchen, und haben wir schon jetzt durch die neueren Mittheilungen von Urbantschitsch (l. i. c.) erfahren, dass die Ausbreitung der Schleimhaut der Paukenhöhle und das Schwinden der beim Fötus diese Höhle erfüllenden Gallertgewebe sehr langsam sich macht und dass hierbei eine grosse Anzahl später vergehender strangartiger Gebilde entstehen, deren letzte Reste die bleibenden Schleimhautfalten der Paukenhöhle sind.

Gehörknöchelchen.

Von den Gehörknöchelchen war schon im § 33 die Rede und sei hier nachträglich noch bemerkt, dass die zwei grösseren derselben bei Neugeborenen noch lange nicht ausgebildet sind und im Innern noch viele Reste enchondraler Knochensubstanz enthalten, die erst nach und nach schwinden und einem immer compacteren Knochengewebe Platz machen.

Die Verbindungen der Gehörknöchelchen untereinander und mit der *Fenestra ovalis* stellen bei Embryonen, so lange die *Ossicula* knorpelig sind, Bandverbindungen dar und entwickelt sich das Hammer-Ambosgelenk erst nach dem Verknöchern der betreffenden Knöchelchen. Zwischen Steigbügel und *Fenestra ovalis* entsteht schon sehr früh das Band, das wir durch Brunner und Eyssel zuerst genauer kennen gelernt haben.

Tuba Eustachii.

Die *Tuba Eustachii* ist während der Embryonalzeit in derselben Weise verschlossen, wie die Paukenhöhle, und eröffnet sich wie diese. Bei jungen Embryonen kurz und hoch wächst sie allmälig in die Länge, doch bleibt sie während der ganzen Embryonalzeit im Verhältnisse zur Höhe kurz. Eigenthümlich sind auch ihre grosse Paukenhöhlenmündung und das wenig vortretende enge *Ostium pharyngeum*, das lange Zeit hindurch dicht über der Wurzel des weichen Gaumens steht (ich, Kunkel in Hasse's Anat. Stud. Heft 1), sowie ihre mehr horizontale Lage. Der Knorpel der *Tuba* erscheint im 4. Monate als ein oben und medianwärts gelagertes Plättchen hyalinen Knorpels, und scheint kein Theil des Primordialschädels zu sein.

Cellulae mastoideae.

Die *Cellulae mastoideae* sind im knorpeligen Zitzentheile nicht vorgebildet, wie wir dies von den Nebenhöhlen der Nase sehen, entstehen vielmehr erst nach der Verknöcherung in Folge eines durch die wuchernde Schleimhaut der Paukenhöhle eingeleiteten Resorptionsvorganges, die, wie alle solche Vorgänge, durch *Ostoklasten* unter Bildung von Howship'schen Grübchen statt hat. Beim Neugeborenen findet sich von allen späteren Räumen erst die Hauptzelle (*Antrum Valsalvae*) in schwacher Andeutung und bilden sich dieselben erst zur Pubertätszeit weiter aus.

Das Trommelfell ist anfänglich gar nicht als solches zu erkennen und stecken bei jungen Embryonen die Gehörknöchelchen sammt dem *Tensor tympani*, *Stapedius* und *Facialis* in einer dicken bindegewebigen Platte drin, die vom Grunde der *Tuba* bis zu der kleinen Einsenkung der Haut sich erstreckt, welche die erste Andeutung des äusseren Ohres ist (S. Fig. 269). Erst mit der Bildung des *Canalis tubo-tympanicus* und dem Einwachsen des *Meatus externus* in die Schädelwand, entwickelt sich die die beiden Kanäle trennende Platte (Fig. 461), doch ist auch, nachdem diese Hohlräume schon weit entwickelt sind, das eigentliche Trommelfell nur in mässiger Ausdehnung gebildet, wie am besten die Fig. 462 zeigt, in welchem Stadium die *Membrana tympani* nur unterhalb des *Processus externus mallei* bis etwas unter das Ende des *Manubrium* als selbständige Bildung vorhanden ist. Der untere Theil der Membran bildet sich schon vor der Geburt weiter aus, wogegen der obere Abschnitt (*Membrana flaccida*) erst mit der letzten Entwicklung der Paukenhöhle nach der Geburt ganz deutlich wird. Bei menschlichen Embryonen steht das Trommelfell nahezu horizontal und ist noch am Ende der Fötalperiode diese Lage sehr ausgesprochen. Die Grösse hat v. Tröltsch bei Embryonen gemessen und folgende Zahlen gefunden: *Membrana tympani.*

3. Monat	2,0	mm Höhe,	1,25	mm Breite	
4. »	3,0	» »	2,0	»	»
5. »	7,0	» »	5,5	»	»
6. »	8,5	» »	8,0	»	»
7.8. »	8,0—8,5	» »	8,0	»	»
9. »	9,75	» »	8,5	»	»

Die *Membrana tympani secundaria*, die das runde Fenster schliesst, ist schon bei jüngeren Embryonen zu erkennen und stellt eine nicht verknorpelte Stelle der *Cartilago petrosa* dar. Mit der Zunahme der knorpeligen *Cochlea* an Grösse und Dicke ihrer Windungen gestalten sich die Verhältnisse so, dass die *Fenestra rotunda* einen kurzen weiten Kanal darstellt, der im Grunde gegen die Schneckenhöhlung zu von einer festeren faserigen Platte geschlossen wird, während der übrige Theil des Kanales von derselben gallertigen Bindesubstanz eingenommen ist, die die embryonale Paukenhöhle füllt (Fig. 445). So lange als die *Scala tympani* nicht ausgebildet ist, liegt auch an der medialen Seite der Faserplatte gallertiges Bindegewebe und hängen die Gefässe beider Gallertschichten untereinander zusammen. Mit dem Auftreten der *Scala tympani* wird die eine Seite der *Membrana tympani secundaria* frei und bei der Geburt gleichzeitig mit der Ausdehnung der Trommelhöhle auch die andere. *Membrana tympani secundaria.*

Vom äusseren Ohre ist in erster Linie die äussere Ohröffnung Aeusseres Ohr.

und die Ohrmuschel zu erwähnen. Letztere entsteht durch eine Wucherung der äusseren Haut, in welcher schon früh ein vom Primordialschädel ganz unabhängiger klein- und dichtzelliger Knorpel erscheint, der später bei grösseren Säugern und beim Menschen zu Netzknorpel sich umwandelt. Schon beim ersten Auftreten der genannten Hautwucherung treten am Rande des ersten und zweiten Kiemenbogens besondere Wülste auf, welche, obwohl schon Reichert bekannt (No. 193 S. 150 und Fig. 6 *e*) und in vielen Abbildungen dargestellt (Dursy Taf. I Fig. 1, Taf. VI Fig. 10; Kollmann (l. i. c.) Taf. VII Fig. 4; Erdl Taf. VII, VIII—IX; Ecker No. 42 Taf. XXVI 12; XXVII 3, 6, 8; XXIX 2, 7), doch erst in neuester Zeit durch Moldenhauer beim Hühnchen eine genauere Würdigung gefunden haben (l. i. c.). In Betreff des Menschen theile ich folgendes mit.

Bei einem menschlichen Embryo des 2. Monates von 16 mm Länge, bei dem die hinteren Extremitäten noch keine Anlagen der Zehen zeigen, ist die äussere Ohröffnung eine einfache Spalte von 1 mm Länge, deren Ränder leicht wulstig vorspringen. Genauer bezeichnet ist der vordere Rand der Spalte schmäler und etwas unterhalb der Mitte leicht ausgebogen, während der hintere Rand in der ganzen Länge breiter erscheint und am vorderen Ende der Ohrspalte durch eine seichte Rinne vom vorderen Rande getrennt ist. Es finden sich somit in diesem Stadium keinerlei Wülste an der äusseren Ohröffnung, welche noch ganz auf der Stufe der Kiemenspalte steht. Ein wohlerhaltener und frisch untersuchter Embryo von genau acht Wochen und einem Tage und 18,5 mm Länge zeigte das äussere Ohr als eine schon gut gezeichnete Bildung von 1,5 mm grösserem Durchmesser. Der hintere Rand der jetzt annähernd birnförmigen und mit einem Pfropfen von Epithel verschlossenen äusseren Ohröffnung, war viel stärker gewulstet als in dem jüngeren Embryo, gebogen, nach vorn concav, und wurde durch zwei seichte Einkerbungen der Länge nach abgetheilt 1) in einen unteren grösseren Abschnitt, die Anlage von *Antitragus* und *Lobulus auriculae*, und 2) in eine mittlere und obere Abtheilung, die Anlage des *Helix* mit seiner Umbeugung. Der vordere, um die Hälfte schmälere Rand war einfach gebogen mit der Concavität gegen die Ohröffnung zu, am unteren Ende am dicksten (Anlage des *Tragus*) und am oberen Ende in etwas die Umbiegung des hinteren Randes überragend. Die *Incisura intertragica* oder der Einschnitt zwischen dem vorderen und dem hinteren Rande der Ohröffnung am unteren Ende derselben war deutlicher als bei dem jüngeren Embryo, dagegen war die *Incisura auris* zwischen *Tragus* und *Helix* kaum merklich. — Bei einem Embryo des 3. Monates endlich von 32 mm Länge war das 2 mm lange Ohr bereits in seiner typischen Form da, nur war der *Anthelix*, der aus

dem *Helix* sich entwickelt, und der *Lobulus auriculae* in den allerersten Spuren vorhanden, welche Theile dagegen bei einem 57 mm langen Embryo des Endes des 3. Monates an dem fast 5 mm langen Ohre bereits ganz gut ausgeprägt waren.

Bei Kaninchen geht das äussere Ohr ebenfalls wie beim Menschen aus 3 Wülsten hervor, von denen die zwei hinter der Ohröffnung gelegenen und somit dem zweiten Kiemenbogen angehörenden in erster Linie den *Helix* und *Antitragus* liefern, der vordere, am ersten Kiemenbogen befindliche, den *Tragus*. — Von dem äusseren Ohre eines jungen menschlichen Embryo handelt auch Löwe (l. i. c.), doch ist der betreffende Holzschnitt so undeutlich ausgefallen, dass ich nicht im Stande bin, meine Erfahrungen mit denen Löwe's zu vergleichen. Die von Kollmann (l. i. c.) in Fig. 2 gelieferte Abbildung eines menschlichen Embryo halte ich, was die Ohröffnung anlangt, nicht für normal und habe ich in diesem Stadium nie etwas anderes als eine einfache Spalte ohne Wülste an den Rändern gesehen. Dagegen ist die in Fig. 4 dargestellte Ohröffnung correct, nur ist das, was K. *Anthelix* nennt, das *Crus helicis*. Abbildungen der Ohröffnung menschlicher und von Rindsembryonen gibt auch Dursy auf Taf. I Fig. 1, Taf. VI Figg. 2 und 10.

Der äussere Gehörgang entsteht in seinem knorpeligen Theile durch eine Wucherung der knorpeligen Ohrmuschel, unter Mitbetheiligung eines selbständig auftretenden Knorpelstückchens (S. Bürkner l. i. c. S. 191), wogegen der *Meatus osseus* wesentlich aus einer Umbildung des schon früher erwähnten *Annulus tympanicus* unter Antheilnahme der Schuppe und des Zitzentheiles hervorgeht. Die hierbei stattfindenden Vorgänge sind zuerst von Huschke (Eingeweidelehre) und genauer von Humphry (Human skeleton 1858), später besonders durch v. Tröltsch (Handbuch 6. Aufl. S. 16), Gruber, Zuckerkandl, Rüdinger (l. i. c.) und Bürkner (l. i. c.) verfolgt worden, und hat sich als wesentlichstes Moment ergeben, dass bei der Umbildung des *Annulus tympanicus* in die Röhrenform an seiner vorderen unteren Wand anfänglich eine Lücke auftritt (im 2. Jahre), die früher oder später, im ersten oder zweiten Decennium sich schliesst (S. Humphry l. c. Pl. XVI; v. Tröltsch l. c. Fig. 2, Bürkner Fig. 1 S. 170).

Der äussere Gehörgang besitzt bei Embryonen des Menschen und von Säugern keine Lichtung (Fig. 461), und ebenso ist auch die äussere Ohröffnung geschlossen, und zwar an beiden Orten durch die stark gewucherte Epidermis. Von der Ohröffnung war diese Thatsache schon v. Baer (II S. 213) und Rathke bekannt, doch wurde dieselbe wenig beachtet und haben namentlich v. Tröltsch und Urbantschitsch dieselbe der Vergessenheit entrissen und auch für den Gehörgang nachgewiesen.

Glandulae ceruminosae.

Die Ohrenschmalzdrüsen sind nach meinen Erfahrungen schon im fünften Monate in ihren Anlagen sichtbar und entwickeln sich nach dem Typus der Schweissdrüsen, von denen später gehandelt werden wird.

In Betreff der Entstehung des mittleren und äusseren Ohres und ihrer Beziehungen zur ersten Kiemenspalte vergleiche man die neuen Angaben von Moldenhauer, D. Hunt und Urbantschitsch (ll. i. cc.). Der letzte Autor, der vor Allem Kaninchenembryonen untersucht hat, behauptet, dass die erste Kiemenspalte mit der Bildung dieser Theile gar nichts zu thun habe und lässt den äusseren Gehörgang durch eine Einbuchtung der Haut hinter der ersten Kiemenspalte und die *Tuba* und Paukenhöhle durch eine Ausstülpung der Mundbucht (Mund- Nasen- Rachenhöhle. Urb. !?), die vom Ectoderma überzogen sei, sich bilden. Demzufolge wäre das Trommelfell einfach eine bestimmte Stelle der Haut des Kopfes, an welche die beiden genannten Kanäle angrenzen. Weniger abweichend von dem in diesem § Vorgetragenen sind die auf Untersuchungen an Hühnerembryonen fussenden Angaben von Moldenhauer, der den äusseren Gehörgang von dem hintersten Theile der ersten Kiemenspalte und das Trommelfell von einem an diese Spalte grenzenden Abschnitte des ersten Kiemenbogens ableitet. Dagegen soll nach diesem Autor die Tubenmündung nicht als unverschlossene innere Mündung der ersten Kiemenspalte anzusehen sein, obschon sie an der Stelle dieser ihre Lage habe, vielmehr *Tuba* und *Cavitas tympani* aus einer Furche der Rachenwand (*Sulcus tubo-tympanicus M*) entstehen, die nach und nach zu einem besonderen Hohlraume sich erweitere und an der Verbindungsstelle mit dem Rachen sich verengere. Mit diesen Angaben stimmen die an Schweinsembryonen gewonnenen Erfahrungen von D. Hunt im Wesentlichen überein (l. i. c.).

Wie man aus dem Texte dieses § ersehen hat, stimme ich darin mit Moldenhauer überein, dass ich die Hohlräume des mittleren Ohres nicht einfach aus dem wenig veränderten inneren Reste der ersten Kiemenspalte ableite, sondern eine Verlängerung desselben an der Aussenseite der *Cartilago petrosa* nach oben und hinten annehme (S. Fig. 460). Dagegen haben mir meine Beobachtungen an Kaninchenembryonen keinen Grund zur Unterstützung der Annahme gegeben, dass die Tubamündung und die Mündung der ersten Spalte sich nicht entsprechen. Was das Trommelfell anlangt, welches auch nach Moldenhauer da sich bildet, wo medianwärts vom Reste der ersten Kiemenspalte der erste und zweite Kiemenbogen verwachsen, so sehe ich nicht ein, wie sich soll entscheiden lassen, wie viel von demselben auf Rechnung des einen oder des andern Bogens kommt und enthalte ich mich in Betreff dieser Frage eines bestimmten Ausspruches. — Im Uebrigen geben die Mittheilungen der beiden genannten Autoren, und vor Allem die eingehenderen Schilderungen von Moldenhauer werthvolle Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der schwierigen Gegend der ersten Kiemenspalten und eine Reihe gelungener bildlicher Darstellungen.

Die spätere Entwicklung der Höhlen des Mittelohres ist in manchen Beziehungen noch dunkel und ist namentlich, seit den Mittheilungen von v. Tröltsch, der in diesen Höhlen bei Neugeborenen und Kindern des 1. Jahres so häufig beobachtete schleimig-eiterige Inhalt Gegenstand der Discussion gewesen. Es handelt sich vor Allem darum genau zu bestimmen, zu welcher

Zeit das die Paukenhöhle und *Tuba* ursprünglich schliessende gallertige Bindegewebe zu schwinden beginnt und unter welchen Erscheinungen dasselbe atrophirt. In ersterer Beziehung geben jetzt v. Tröltsch und Zaufal an, dass die genannte Gallerte schon vor der Geburt und dem ersten Athmen zu atrophiren anfange und selbst ganz schwinden könne (S. v. Tröltsch, Ohrenheilkunde 6. Aufl. 1877 S. 171), wogegen Wendt (Arch. f. Ohrenheilk. Bd. VIII 1873 S. 286), wie andere vor ihm, die Eröffnung der Paukenhöhle und das Schwinden ihres Gallertpolsters mit dem ersten Athmen zusammenbringt, wie ich dies schon in der ersten Auflage dieses Werkes ausgesprochen. Da die Befunde bei Kindern, die Krankheiten erlagen, mir keine Grundlage für eine sichere Erkenntniss abzugeben schienen, so wandte ich mich an neugeborene Säugethiere und ältere Embryonen von solchen, und da stellte sich bei Hunden, Katzen, Kaninchen, Schafen, Schweinen, Rindern das bestimmte Resultat heraus, dass das fragliche Gallertgewebe während der ganzen Fötalzeit als mächtige Bildung sich erhält und erst nach der Geburt schwindet, welcher Thatsache entsprechend ich nicht anstehe, auch für den menschlichen Embryo dasselbe als Regel anzunehmen.

Literatur.

Man vergleiche die auf Seite 34 und den folgenden angeführten Werke von Arnold No. 51, Böttcher 83, Reichert 193, Reissner 196, Schenk 211, Urbantschitsch 250, Wendt 259; ferner die beim Knochensysteme, Nervensysteme und dem Auge angeführten Werke von Axel Key und Retzius, A. J. Vrolik, J. Gruber, D. Hunt. Ausserdem führe ich auf:

Bürkner, K., Kleine Beiträge zur normalen und path. Anatom. des Gehörorgans in Arch. f. Ohrenheilk. Bd. XIII S. 163. — Gegenbaur, Bemerkungen über den Canalis Fallopii in Morph. Jahrb. 2 S. 436. — Hasse, C., Zur vergl. Morphol. und Histol. des häutigen Gehörorganes der Wirbelthiere, Leipzig 1873. — Kollmann, Ohrmuschel u. Gehörgang in Zeitschr. f. Biologie Bd. IV S. 278 Taf. VII. — Löwe, Ueber die Anfänge der Ohrmuschelbildung bei einem menschlichen Embryo in Arch. f. Ohrenheilkunde Bd. XIII S. 196. — Middendorp, H. W., Het vliezig Slakkenhuis, Gröningen 1867. — Moldenhauer, W., die Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres in Morph. Jahrb. III. S. 106. — Rosenberg, E., Unters. über d. Entwickl. d. Canalis cochlearis der Säugethiere, Dorp. 1868. Diss. — Rüdinger, Beiträge zur Anatomie des Gehörorganes etc. 1876. — Derselbe, Ueber den Aquaeductus vestibuli des Menschen in Zeitschr. f. Anat. II S. 214. — Urbantschitsch, Ueber die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfelles in Schenk's Mittheilungen Heft I 1877 S. 1. — — Derselbe, das Lumen des äusseren Gehörganges bei Embryonen in Schenk's Mittheil. Heft II 1878 S. 131. — Zuckerkandl, Zur Entw. des äusseren Gehörganges in Monatsschr. für Ohrenheilkunde 1873 No. 3. — Derselbe, Ueber die Vorhofswasserleitung des Menschen in Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1876.

C. Entwicklung des Geruchsorganes.

Geschichtliches.

Werfen wir einen Blick auf die embryologische Literatur der neueren Zeit, so finden wir, dass mit Bezug auf die erste Anlage des Geruchsorganes vor nicht langer Zeit wesentlich zwei Ansichten vertreten waren. Nach der einen älteren Auffassung, die vor Allem durch J. Fr. Meckel in seinem Handbuche der pathologischen Anatomie (Leipzig 1812. I. S. 524) in die Wissenschaft eingebürgert worden ist, sind Mund- und Nasenhöhle ursprünglich Eines und stellen ein grosses geräumiges Cavum dar, das dann in der Weise, wie dies früher (St. 465 u flgde.) bei Gelegenheit der Schilderung der Entwicklung des Gesichtes vorgeführt wurde, durch die Bildung des Oberkieferrandes und des Gaumens in zwei besondere Höhlen, die Mundhöhle im engeren Sinne und die eigentliche Nasenhöhle, zerfällt. Diese Ansicht stützte sich vor Allem auf die nicht schwer anzustellende Beobachtung von Embryonen, bei denen (s. Fig. 468) die Nasenhöhlen und die Mundhöhle in offener Verbindung stehen und fand ausserdem auch in den häufigen Fällen von Missbildung des Oberkieferrandes und des Gaumens, die man Wolfsrachen und Hasenscharte nennt, in denen die embryonale Vereinigung der beiden Höhlen auch in späterer Zeit mehr weniger ausgeprägt zu sehen ist, eine mächtige Bekräftigung und ist es daher leicht begreiflich, dass dieselbe bis auf die neuesten Zeiten viele Vertreter fand, unter denen ich nur Coste und Erdl nennen will, und bei embryologischen Untersuchungen ferner stehenden Forschern, wie bei den Physiologen im weiteren Sinne, so ziemlich die allein geltende war.

J. Fr. Meckel's Ansicht.

In der That sind nun auch alle von dieser Seite vorgebrachten Thatsachen vollkommen richtig. Es gibt ein Stadium, in dem Mund- und Nasenhöhle nur eine einzige grosse Höhle darstellen. Allein dieser Zustand ist nicht der primitive und erste, vielmehr geht demselben ein anderer voran, in dem beide Cavitäten vollkommen getrennt sind. Schon seit langem findet man in den embryologischen Specialwerken zuerst durch v. Baer (Entw. I. St. 65, 78, 87, 106, 122, 137, II. St. 117), dann durch Huschke (Meck. Arch. 1832 St. 12) und besonders durch Rathke (Ueber die Bildung und Entwickl. d. Oberkiefers und der Geruchswerkzeuge in s. Abh. z. Bildungs- u. Entwicklungsgesch. I 1832; Entwickl. d. Natter 1839 St. 41, 86; Entwickl. d. Schildkröten St. 39) besondere selbständige Grübchen ganz vorn am Kopfe erwähnt, die v. Baer Riechgruben nennt, und von denen alle genannten Autoren annehmen, dass dieselben die ersten Anlagen des Geruchsorganes sind. Diese Gruben sind nicht nur später auch von Reichert kurz erwähnt

Aufstellung von v. Baer.

Primitive Riechgrübchen.

(vergl. Entw. d. Kopfes der nackten Amphibien 1838 St. 185, von Bischoff beim Hunde gesehen (Entw. d. Hundeeies 1845 St. 107 Fig. 42 A. B. C., in diesem Werke Fig. 176) und von Remak beim Hühnchen und Frosche genauer verfolgt worden (Untors. St. 74, 85, 151. Tab. IV Fig. 37. Tab. X. Fig. 12 *b*, 15, 18 *a* und *b*), so dass über ihr Vorkommen keine Zweifel bestehen konnten, sondern es haben auch schon die ersten Beobachter derselben, v. Baer und Rathke, so genaue und klare Schilderungen ihrer weiteren Umwandlungen und ihrer Beziehungen zu den späteren Zuständen gegeben, dass es allerdings nicht leicht begreiflich ist, wie die ältere Meckel'sche Ansicht sich so lange erhalten konnte und sich dies allenfalls nur aus der Schwierigkeit der Beobachtung dieser Grübchen bei den Säugethieren und beim Menschen und aus der Unmöglichkeit, ihre Umwandlungen ohne eigene Verfolgung derselben klar zu begreifen erklärt.

Was mich betrifft, so habe ich schon seit langem die primitiven Riechgrübchen beim Hühnchen und beim menschlichen Embryo beobachtet und bei beiden auch ihre weiteren Veränderungen fast Schritt für Schritt verfolgt (1. Aufl.), und kann ich, gestützt auf diese meine Erfahrungen, sagen, dass die Angaben von v. Baer und Rathke in allen Puncten richtig sind. Diesem zufolge stellt sich als zweite und einzig richtige Ansicht über die Entwicklung des Geruchsorganes die heraus, nach welcher dasselbe ursprünglich selbständig und ganz unabhängig von der Mundhöhle entsteht. Erst in zweiter Linie bildet sich dann eine Vereinigung der Riechgruben mit der Mundhöhle und in dritter Linie trennt sich die Mundhöhle in zwei Abschnitte, von denen der obere zum respiratorischen Abschnitte der Nasenhöhlen wird, während aus den primitiven Riechgruben das eigentliche Labyrinth des Geruchsorganes entsteht. Von Späteren hat zuerst Dursy, obschon demselben das erste Stadium der Riechgrübchen und ihr besonderer Bau unbekannt geblieben ist (S. No. 94 S. 129, 133), in allem Wesentlichen sich mir angeschlossen und wird jetzt die von mir gegebene Darstellung wohl allgemein als richtig anerkannt.

Erste Entwicklung des Geruchsorganes beim Hühnchen.

Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich zur Darstellung der Entwicklung des Geruchsorganes im Einzelnen und will ich nun zunächst und vor Allem die ersten und wichtigsten Stadien vom Hühnchen schildern, bei dem dieselben sowohl an frischen als und vor Allem an Chromsäurepräparaten äusserst leicht zu verfolgen sind. Die Riechgruben zeigen sich beim Hühnerembryo am Ende des dritten Tages und erscheinen in der Seitenansicht (Fig. 463) vor und etwas tiefer als das Auge so ziemlich in einer Höhe mit dem sogenannten Augenstiele. Dieselben sind viel kleiner als das Auge und anfangs nichts als flache rund-

Riechgrübchen.

liche Grübchen, die, wie Remak zuerst richtig angegeben hat, von dem etwas verdickten Hornblatte ausgekleidet werden, wie die Fig. 464 dies deutlich erkennen lässt, erlangen aber bald eine etwas beträchtlichere Tiefe und umgeben sich mit einem leicht vortretenden, aber doch scharfen Rande. Betrachtet man den abgeschnittenen Kopf eines solchen Embryo von unten und vorn, so dass man gerade in die Mundspalte sieht Fig. 463, 1, so erkennt man die Grübchen ganz vorn und seitlich

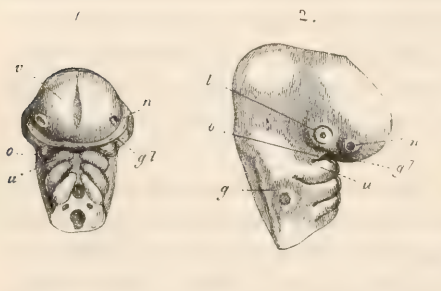


Fig. 463.

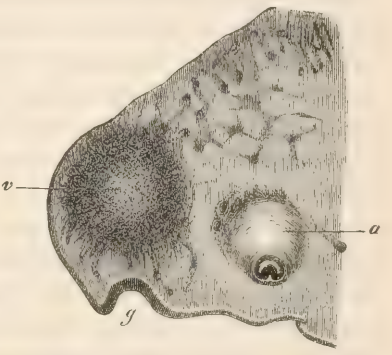


Fig. 464.

am Schädel, so dass ihre Lage fast genau dem seitlichen Rande der Hemisphären des grossen Hirns entspricht und dieselben nicht ziemlich dicht beisammen liegen, wie v. Baer seiner Zeit angegeben hatte. In der Längsrichtung stehen die Grübchen fast in einer Linie mit den um diese Zeit noch sehr wenig entwickelten Oberkieferfortsätzen des ersten Kiemenbogens, so jedoch, dass sie etwas nach innen von denselben ihre Lage haben, ferner nehmen dieselben fast die Mitte zwischen dem Munde und dem erhabensten Theile des Schädels ein, der in dieser Ansicht von unten sichtbar wird. Die Grössenverhältnisse der Geruchsgrübchen der

Fig. 463. Kopf eines Hühnerembryo vom dritten Tage, vergr., Chromsäurepräparat. 1. von vorn, 2. von der Seite. *n* Geruchsgrübchen; *l* Linse mit einer runden Oeffnung, durch die ihre Höhle nach aussen mündet; *gl* durchschimmernde Augenspalte, die mit der Bildung des Glaskörpers zusammenhängt und vom Rande der Linse auf den Sehnerven oder Augenstiel übergeht, jedoch nicht deutlich genug ausgefallen ist; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *u* Unterkieferfortsatz desselben, Gehörbläschen durch eine runde Oeffnung nach aussen mündend. Ausserdem sind noch der zweite und dritte Kiemenbogen und in der Fig. 1 auch die Mundspalte sichtbar.

Fig. 464. Lateraler Sagittalschnitt des Kopfes eines Hühnerembryo vom 3. Tage. Vergr. 30mal. *g* Geruchsgrübchen; *v* Gegend des seitlichen Theiles des Vorderhirns; *a* Auge, medialster Theil mit dem eingestülpten Sehnerven an der unteren Seite.

Fig. 464 sind folgende: Breite der Grübchen sammt dem Epithel 0.29 mm; Tiefe der Grube 0.19 mm; Eingang 0.22; Dicke des Epithels 45—53 μ.

Da das Gesicht in diesem frühen Stadium vom Hühnerembryo noch nicht geschildert wurde, so füge ich nun noch einiges über dasselbe bei. Der früher schon erwähnte Stirnfortsatz ist zur Zeit des ersten Auftretens der Nasengruben noch nicht vorhanden und geht, wie namentlich die Seitenansicht lehrt, die Stirn ganz allmälig abgerundet in die Schädelbasis über, die um diese Zeit noch die Decke der primitiven Mundhöhle bildet. Die Oberkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens *o*, stehen noch ganz seitlich und sind kleine, mehr kegelförmige Erhebungen, deren Spitzen selbst etwas nach aussen gerichtet sind. Grösser sind die gegen einander gekrümmten Unterkieferfortsätze desselben Kiemenbogens *u*, doch erreichen auch diese einander nicht und findet sich in der Mitte zwischen ihnen nur die untere Verbindungshaut von Rathke. Weiter rückwärts sind noch zwei, und in einer Ansicht auch ein Theil des vierten Kiemenbogens dargestellt, ebenso drei Kiemenspalten (Fig. 463, 2). Zwischen den Nasengrübchen und den Oberkieferfortsätzen endlich findet sich aus der Tiefe durchscheinend eine feine vom Auge auslaufende Spalte *gl*, welche mit der Bildung des Glaskörpers im Zusammenhange steht und etwas weiter medianwärts geht als der betreffende Oberkieferfortsatz, jedoch die Mitte lange nicht erreicht.

Einmal angelegt, bleiben die Geruchsgrübchen nur kurze Zeit in ihren ursprünglichen Verhältnissen und findet man schon am vierten Tage weitere Veränderungen, von denen die Fig. 465 die zuerst auftretenden zu versinnlichen geeignet ist. Hier erscheinen die Grübchen grösser und tiefer und dicht über dem auch seinerseits gewachsenen Oberkieferfortsatze gelegen. Zugleich hat sich ihr Umkreis aus dem rundlichen mehr in eine längliche Gestalt umgebildet, und ist am unteren schmäleren Ende der umgebende Wall verschwunden und dafür eine Furche, die wir die Nasenfurche heissen wollen, aufgetreten, welche von dem Grübchen an der medialen Seite des Oberkieferfortsatzes bis zum Eingange in die Mundhöhle führt. Der noch erhaltene Theil des Walles des Riechgrübchens ist stärker vorgetreten und erscheint nun zu beiden Seiten desselben wie in Gestalt von zwei Fortsätzen, die als

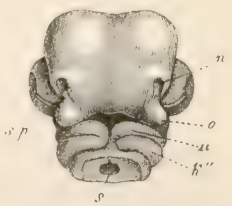


Fig. 465.

Nasenfurche.

Fig. 465. Kopf eines Hühnerembryo vom Anfange des vierten Tages von unten und vergrössert dargestellt. Bezeichnung wie bei Fig. 462, ausserdem *sp* Choroidealspalte am Auge; *k''* zweiter Kiemenbogen; *s* Schlundhöhle.

Aeusserer und innerer Nasenfortsatz.

äusserer und innerer Nasenfortsatz bezeichnet werden können. Der äussere Nasenfortsatz, Rathke's »Nasendach«, Reichert's »seitlicher Stirnfortsatz«, stellt einen Längskamm zwischen dem schon gross gewordenen Auge und dem Nasengrübchen dar und reicht nach unten nahezu bis an den Oberkieferfortsatz. Der innere Nasenfortsatz ist nichts anderes als die erste Spur des schon früher erwähnten Stirnfortsatzes oder des Nasenfortsatzes der Stirnwand von Rathke (s. Fig. 466), der jedoch in diesem Stadium in der Mitte noch nicht ausgeprägt ist, so dass Stirn und Schädelbasis oder, wenn man lieber will, die Decke der primitiven Mundhöhle immer noch ohne scharfe Abgrenzung in einander sich fortsetzen. Besagter innerer Nasenfortsatz ist an dem dargestellten Kopfe nichts als ein leichter Wulst, der auch den Anfang der Nasenfurche von der medialen Seite her begrenzt und über dem Oberkieferfortsatze seine Lage hat.

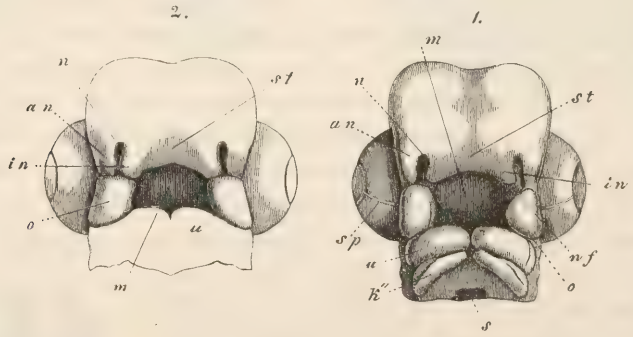


Fig. 466.

Die Fig. 466, die zwei Köpfe von Hühnerembryonen vom Ende des vierten und vom Anfange des fünften Tages darstellt, zeigt an dem jüngeren Kopfe nun schon ein Verhältniss, wie es von menschlichen Embryonen bereits früher geschildert wurde, das nämlich, dass Mundhöhle und Nasengruben in offener Verbindung stehen, es ist jedoch aus dem bereits Bemerkten hinreichend klar geworden, dass diese als eine nachträglich entstandene anzusehen ist. Betrachtet man die Einzelnheiten der Figuren genauer, so ergibt sich, was die Nasengruben anlangt, dass dieselben schon ziemlich tiefe Höhlungen sind, die nach oben und hinten

Fig. 466. Zwei Köpfe von Hühnerembryonen, 1. vom Ende des vierten, 2. vom Anfange des 5. Brüttages. *n* Geruchsgrübchen; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *u* Unterkieferfortsatz desselben; *sp* Chorioidealspalte am Auge; *k''* zweiter Kiemenbogen; *s* Schlundhöhle; *in* innerer, *an* äusserer Nasenfortsatz; *nf* Nasenfurche; *m* Mundhöhle; *st* Stirnfortsatz. Die Figg. 464, 465, 466 sind alle bei derselben Vergrösserung gezeichnet und mit einander vergleichbar.

und etwas schief nach innen eine Strecke weit gegen die Schädelbasis eindringen und durch eine längliche Spalte nach aussen ausmünden, ausserdem aber auch durch die fast quer gerichtete und ebenfalls tiefer gewordene Nasenfurche (*nf*) in den vordersten Theil der grossen primitiven Mundhöhle ausgehen. Begrenzt werden die Nasengruben und die Furche medianwärts von den stark vorspringenden Ecken des nun in seiner ganzen Breite scharf vortretenden Stirnfortsatzes (*st*) oder den inneren Nasenfortsätzen (*in*), lateralwärts von den zu breiten Fortsätzen umgewandelten äusseren Nasenfortsätzen (*an*), die nun die Oberkieferfortsätze (*o*) wirklich erreichen, nach unten endlich von den grossen, wulstigen und beim Hühnchen eigenthümlich gerade von hinten nach vorn gestellten Oberkieferfortsätzen, die mit ihrem abgerundeten Ende von unten bis an die Furche heranreichen. Die Unterkieferfortsätze liegen leicht bogenförmig gekrümmt in der Querrichtung und sind in der Mittellinie schon fast bis zur Berührung gekommen, während die ebenfalls noch sichtbaren zweiten Kiemenbogen noch um ein Kleines von einander abstehen. — Zum richtigen Verständnisse dieser Figur will ich nun noch besonders darauf aufmerksam machen, dass die Nasengruben selbst, die man jetzt schon von der äusseren Nasenöffnung und der Nasenfurche unterscheiden kann, durchaus blind geschlossen sind, und dass somit die Verbindung der Mundhöhle mit der Nasengrube durch die Nasenfurche eine ganz oberflächliche ist.

Das letzte Stadium, das ich vom Hühnchen schildere, welches die Fig. 466, 2 vergegenwärtigt, zeigt die Nasenfurche durch Anlagerung des Oberkieferfortsatzes an den inneren Nasenfortsatz geschlossen und das äussere Nasenloch ringsherum abgegrenzt. Sondirt man mit einem Haare vom Nasenloche aus gegen die Mundhöhle, so findet man, dass die Nasenfurche nicht wirklich verwachsen ist, vielmehr ergibt sich, dass dieselbe zu einem kurzen Kanale, dem Nasengange, umgewandelt ist und bei Betrachtung der Decke der Mundhöhle von unten nach Wegnahme der Unterkieferfortsätze ergibt sich, dass die Nasengänge durch zwei Löcher, die ich die inneren Nasenlöcher nenne (primitive Gaumenspalten, Dursy), in den vordersten Theil der Mundhöhle dicht hinter den inneren Nasenfortsätzen des Stirnfortsatzes ausmünden. So ist nun das Geruchsorgan selbst oder, genauer ausgedrückt, das Labyrinth desselben vollständig angelegt. Die spätere Ausbildung desselben beim Hühnchen zu besprechen ist hier nicht der Ort und will ich daher nur noch anführen, dass nachträglich durch die Bildung des Gaumens auch der obere Theil der primitiven Mundhöhle in das Gebiet des respiratorischen Abschnittes der Nasenhöhle oder des Nasenganges gezogen wird, der aber beim Hühnchen bei weitem nicht die Entwicklung erreicht wie

Nasengang.

Innere Nasenlöcher.

bei den Säugethieren, so wie ferner, dass durch die weitere Ausbildung des Stirnfortsatzes und der äusseren Nasenfortsätze (die die vordersten Enden des Schädels darstellen) einerseits und der Ober- und Unterkieferfortsätze andererseits, die alle mit einander später den Schnabel darstellen, die Nasenhöhlen auch je länger je mehr an Ausdehnung gewinnen.

Entwicklung des Geruchsorganes bei den Säugethieren und beim Menschen.

Ich wende mich nun zu den Säugethieren und dem Menschen und will, da ich gerade vom Menschen eine Reihe eigener Erfahrungen besitze, mich vorzugsweise an diesen halten. Die primitiven Nasengrübchen der Säugethiere hat zuerst Rathke gesehen und vortrefflich abgebildet (l. c. Taf. VII Fig. 1 und 2) und nach ihm sind dieselben dann noch von Bischoff beim Hunde (Fig. 176) und vielleicht auch von Reichert wahrgenommen worden; was dagegen den Menschen anlangt, so war früher keine Beobachtung und Abbildung derselben bekannt geworden, und habe ich zuerst bei einem ausgezeichnet gut erhaltenen vier Wochen alten Embryo, den ich der Güte meines Collegen, Dr. A. Koch, verdanke, dieselben vollkommen gut ausgeprägt gefunden (Erste Aufl.). Bei diesem Embryo (Fig. 467) erkennt man in der Seitenansicht die Nasengrube (*n*) ganz vorn am Kopfe als ein schon ziemlich tiefes Grübchen mit etwas engerem Eingange, das, wie leicht nachweisbar war, von dem verdickten Hornblatte oder der Epidermis ausgekleidet sich zeigte. Dasselbe befand sich unmittelbar vor und unter dem Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens und weiter als beim Hühnchen vom Auge entfernt, welches es auch an

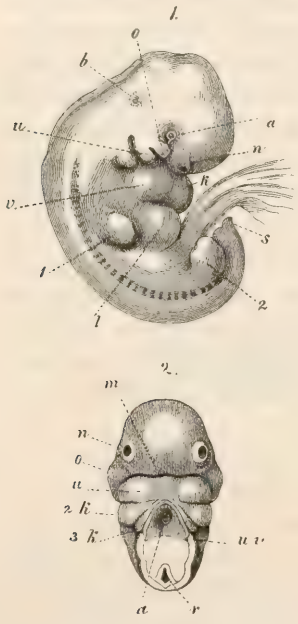


Fig. 467.

Fig. 467. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 6 mm Länge, vergr. 1. in der Seitenansicht. Das Nabelbläschen, das einen ganz kurzen Stiel hatte, $^2/_3$ der Grösse des Embryo besass und auf der linken Seite seine Lage hatte, ist nicht dargestellt. 2. Kopf desselben Embryo von unten. *a* Auge; *n* Nasengrübchen; *o* Oberkieferfortsatz; *u* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *b* leichte Erhebung, die die Stelle des Labyrinthes andeutet; *v* rechte Vorkammer; *l* Leber; 1. vordere, 2. hintere Extremität; *s* schwanzartiges Leibesende; *m* Mundspalte; *k* 2 zweiter, *k* 3 dritter Kiemenbogen; *u v* untere Vereinigungshaut, hier als Bekleidung des Herzens erscheinend, das abgeschnitten ist; *a* in Fig. 2 Aorta; *r* Mark etwas verzerrt. Die Gegend zwischen den letztgenannten zwei Theilen in 2. nicht ausgezeichnet, weil hier eine Nadel zur Fixirung durchgestossen war.

Grösse übertraf. In der Ansicht von vorn und unten (Fig. 467, 2) waren die Riechgruben noch besser zu erkennen und gab dieselbe auch eine vortreffliche Anschauung der primitiven Gestaltung des Gesichtes beim Menschen. Stirnfortsatz und Nasenfortsätze fehlten noch ganz und begrenzte, wenn man sich so ausdrücken darf, die Stirn die quere, breite, aber enge Mundspalte, hinter der die vereinten starken Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens ihre Lage hatten, während die Oberkieferfortsätze als ganz seitlich stehende Wülste erschienen.

Hier sei nun noch erwähnt, dass, wie ich beim Kaninchen gefunden, die Bildung der Geruchsgrübchen durch eine bedeutende Verdickung des Ectoderma am Vorderkopfe bis zu 26 μ eingeleitet wird (S. Fig. 219 *g*), die schon vor der Entstehung der Grübchen selbst gefunden wird.

Die weiteren Umwandlungen der primitiven Geruchsgrübchen geschehen beim Menschen im Wesentlichen wie beim Hühnchen, und führe ich hier, auf die frühere Schilderung (St. 465—468) verweisend, der Vollständigkeit wegen nur Folgendes an. Bei dem 6wöchentlichen Embryo der Fig. 468 erkennt man nach innen von der Nasengrube (*n*) und der Nasenfurche, die nicht bezeichnet ist, den Stirnfortsatz *st* mit dem inneren Nasenfortsatze und nach aussen davon den äusseren Nasenfortsatz *an* und den Oberkieferfortsatz *o* und bemerke ich nur, dass auch hier die Nasengrube *n* ganz geschlossen ist und einzig und allein durch die ganz oberflächlich gelegene Nasenfurche mit der primitiven Mundhöhle in Verbindung steht. Verglichen mit dem Hühnchen ist beim Menschen der Stirnfortsatz schmäler und vor Allem der Oberkieferfortsatz mehr quer gestellt, woher es dann kommt, dass derselbe nicht mit der Spitze, sondern mit seinem oberen Rande an den äusseren Nasenfortsatz anstösst. In der zweiten Hälfte des zweiten Monates schliesst sich die Nasenfurche (Fig. 235) und öffnet sich dann das Geruchs-Labyrinth durch die inneren Nasengänge (primitiven Gaumenspalten Dursy) mit zwei engeren Oeffnungen ganz vorn in die primitive Mundhöhle. Dieses Stadium hat jedoch nur kurzen Bestand, denn schon am Ende des zweiten Monates beginnt der Gaumen sich zu bilden (Fig. 469), mit dessen Vollendung dann die primitive Mundhöhle in zwei Abschnitte, einen oberen respiratorischen, den ich den

Fig. 468.

Fig. 468. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrössert. *u* Stelle wo der Unterkiefer sass; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *an* äusserer Nasenfortsatz; *n* Nasengrube; *st* Stirnfortsatz; *g* Ausstülpung der Rachenschleimhaut.

Nasenrachengang.

Nasenrachengang *(ductus naso-pharyngeus)* heisse, und einen unteren digestiven, die eigentliche Mundhöhle zerfällt. Entfernt man bei einem neun bis zehn Wochen alten Embryo, dessen Gaumen schon gebildet ist, denselben und betrachtet man die Nasenhöhle von unten, so findet man vorn zu beiden Seiten des noch ganz kurzen *Septum* mit der Pflugschaar die inneren Nasenlöcher ganz deutlich in Gestalt zweier kurzer enger Spalten, die aufwärts in die Labyrinthe führen und nach vorn mit dem äusseren Nasenloche ausmünden, später aber vergeht mit dem Wachsthume des Labyrinthes diese Spalte als ein besonderes, von den benachbarten Theilen scharf abgegrenztes Gebilde und erscheint dann der Nasenrachengang mit dem embryonalen inneren Nasenloche zusammen, als unterer Nasengang. Immerhin erkennt der Kundige selbst noch beim Erwachsenen das fötale innere Nasenloch in der langen engen Spalte, die zwischen der unteren Muschel und dem *Septum* durch aufwärts zum Labyrinthe führt. Die Nasengaumengänge *(Ductus nasopalatini)* im *Canalis incisivus*, oder die Stenson'schen Gänge, die aus der Anatomie des Erwachsenen bekannt sind, sind ein Rest der ursprünglichen Verbindung zwischen der Mundhöhle und dem unteren respiratorischen Abschnitte der Nasenhöhle, doch ist zu bemerken, dass dieselben beim Menschen wider alles Erwarten auch bei Embryonen nie von einer grösseren Weite gefunden werden.

Fig. 469.

Weitere Entwicklung des Geruchslabyrinthes.

Das Labyrinth des Geruchsorganes entwickelt sich ganz und gar aus dem die fötale Riechgrube auskleidenden Hornblatte, das wir das Riechsäckchen nennen können, unter Mitbetheiligung des vordersten Schädelendes. Während letzteres zum Stirnfortsatze und den äusseren Nasenfortsätzen hervorwächst, vergrössert sich auch das Säckchen in entsprechender Weise und entsteht so nach und nach eine tiefer eindringende Grube. Der Stirnfortsatz wandelt sich dann zur knorpeligen Scheidewand der Nasengegend des Primordialschädels um, an welcher später als Deckknochen der Vomer und die Zwischenkiefer sich ausbilden, und aus den im Zusammenhange mit dem oberen Rande des *Septum* verknorpelnden äusseren Nasenfortsätzen gestalten sich die Siebbeinlabyrinthe und die seitlichen Theile der äusseren Nase, an denen als

Fig. 469. Kopf eines menschlichen Embryo aus der 8. Woche von unten, vergrössert. Der Unterkiefer ist weggenommen, um die grosse Spalte in der Mundrachenhöhle *mr* zu zeigen, welche später durch Vortreten und Verwachsen der Gaumenfortsätze *g* geschlossen wird. *an* Aeussere Nasenöffnungen; *in* innere Nasenöffnungen oder Ausmündungen des Labyrinthes, von den Choanen wohl zu unterscheiden.

Belegknochen die Thränen- und Nasenbeine entstehen. Die Muscheln treten schon im zweiten Monate als knorpelige Auswüchse der Seitentheile der knorpeligen Nase auf, mit deren Weiterwuchern das Hornblatt des Riechsäckchens immer gleichen Schritt hält. Im dritten Monate ist das Labyrinth schon in allen seinen wesentlichen Theilen zierlich ausgeprägt, immerhin fehlen noch alle Nebenhöhlen, wie die Stirnhöhlen, *Antrum Highmori*, *Sinus sphenoidales* und *ethmoidales*.

Nebenhöhlen der Nase.

Mit Bezug auf die Bildung dieser Höhlen hat, wie wir früher schon sahen (S. 450), Dursy neue Thatsachen und Gesichtspuncte aufgestellt, die ich in Manchem als begründet erkannte. Der Hauptpunct ist, dass alle Nebenhöhlen der Nase schon am knorpeligen Nasengerüste sich ausbilden und alle in erster Linie von Knorpel umgebene Ausbuchtungen der Nasenschleimhaut sind, die keinerlei Beziehungen zu den benachbarten Knochen zeigen. Eine Zeit lang wachsen dann die knorpeligen Kapseln der betreffenden Höhlen (Stirnhöhlen, *Sinus maxillares*, *sphenoidales*) zusammen mit der Schleimhaut weiter, während zugleich die benachbarten Belegknochen eine äussere Hülle um dieselben bilden, zuletzt aber schwinden die Knorpelkapseln, ohne zu verknöchern (Man vergl. S. 456 die Kritik der entgegenstehenden Behauptung von Dursy), und werden von nun an die Nebenhöhlen der Nase von den betreffenden Belegknochen unmittelbar begrenzt, an denen nun zur Aufnahme der immer weiter wuchernden Schleimhautaussackungen ebenfalls Höhlungen sich ausbilden, die nach meinen Erfahrungen in derselben Weise entstehen wie alle Resorptionslücken von Knochen. Am frühesten fällt die Bildung der *Sinus ethmoidales* und des *Antrum High-*

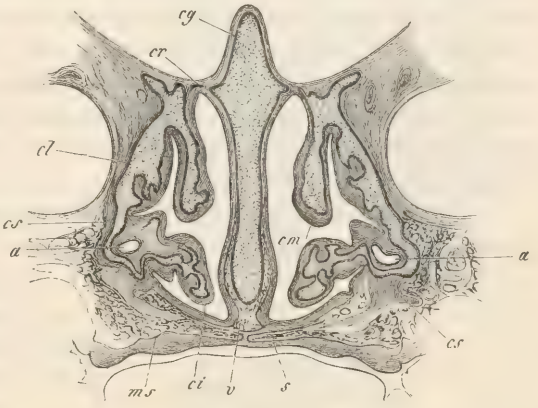


Fig. 470.

Fig. 470. Frontalschnitt durch die Nasenhöhlen eines menschlichen Embryo von 5 Monaten in der Gegend des *Antrum Highmori*. Zur Seite die Augenhöhlen, unten die Mundhöhle. Vergr. 4mal. *Cg Crista galli; cr Foramina cribrosa; cl* seitliche Nasenknorpel; *cs* knorpelige Wand des *Sinus maxillaris a; cm Concha media; ci Concha inferior; ms Maxilla superior; s Septum cartilagineum.*

mori, die schon beim sechs Monate alten Fötus in der ersten Anlage begriffen sind und die ersteren rasch sich weiter entwickeln, so dass sie bei der Geburt schon ganz gut ausgeprägt sind, wogegen die volle Ausbildung der Highmorshöhle erst mit der Vollendung des Wachsthums eintritt. Von den *Sinus sphenoidales* gibt Virchow an, dass sie schon beim jungen Fötus angedeutet seien, was seine vollkommene Richtigkeit hat, wenn die von knorpeligen Kapseln umgebenen primitiven Keilbeinhöhlen gemeint sind. Was dagegen die *Sinus sphenoidales* des Knochens betrifft, so habe ich bisher weder beim Fötus noch beim Neugebornen eine Andeutung von ihnen gesehen. Ueberhaupt scheinen diese Höhlen in ihrer Entwicklung sehr vielen Wechseln ausgesetzt zu sein, denn während die einen Beobachter dieselben im zweiten Jahre schon finden, habe ich sie im fünften noch vermisst. Die *Sinus frontales* bilden sich ebenfalls erst nach der Geburt in einer nicht genau zu bestimmenden Zeit. Auf jeden Fall erreichen die beiden letztgenannten Höhlen erst zur Pubertätszeit eine grössere Ausdehnung, und ihre endliche Ausbildung in einer noch viel späteren Zeit.

Jacobson'sche Organe.

Eine besondere, mit den Geruchsorganen in Verbindung stehende Bildung sind die Jacobson'schen Organe, welche bei Säugern als zwei von Knorpelkapseln gestützte und in die Stenson'schen Gänge einmündende Röhren am Boden der Nasenhöhle neben der Scheidewand ihre Lage haben (Fig. 471). Diese Organe sind von Dursy und mir beim menschlichen Embryo (Fig. 472), und von mir auch beim Erwachsenen aufgefunden worden, worüber das Nähere in meiner unten citirten Abhandlung zu finden ist. Die Entwickelung anlangend, so ist dieselbe bei jungen Säugethieren leicht nachzuweisen und bilden sich diese Organe als von Anfang an hohle Ausstülpungen der Nasenschleimhaut des *Septum*, für

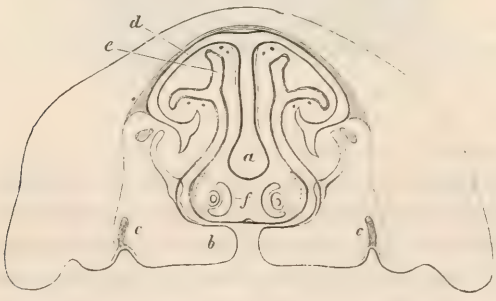


Fig. 471.

Fig. 471. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtstheil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr. *a* knorpelige Nasenscheidewand; *b* Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit der Gaumenspalte; *c* die jungen Schmelzkeime der Backzähne des Oberkiefers; *d* knorpelige Decke der Nasenhöhle *e*; *f Jacobson*'sche Organe sammt den sie begrenzenden Knorpeln.

welche ein besonderer Anhang des Nasenknorpels als Umhüllung sich entwickelt. Beim Menschen hat in neuester Zeit Fleischer die Entwicklung dieser Organe derjenigen der Thiere ganz gleich gefunden.

Aeussere Nase.

Die äussere Nase entsteht am Ende des zweiten Monates durch das Hervorwachsen des vordersten Endes des Nasentheiles des Primordialschädels. Anfangs kurz und breit, nimmt dieselbe nach und nach ihre typische Form an, was im Einzelnen hier nicht zu schildern ist. Im dritten Monate findet man die Nasenlöcher durch einen gallertigen Pfropf geschlossen, der nach dem fünften Monate wieder vergeht und von einer Epithelwucherung gebildet wird.

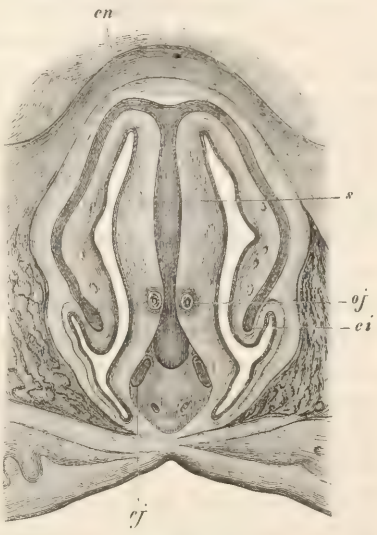


Fig. 472.

Geruchsnerven.

Die Betheiligung des Nervensystems an der Bildung des Geruchsorganes betreffend, so ist bereits aus Früherem bekannt, dass der *Tractus* und *Bulbus olfactorius* als Ausstülpungen aus der ersten Hirnblase sich bilden. Von dem *Bulbus* aus entwickeln sich dann die *Nervi olfactorii* in das Labyrinth hinein und finde ich bei Embryonen von Säugethieren, dass dieselben, ebenso wie alle andern Nerven, anfangs aus Bündeln feinster Fäserchen (Axencylindern) ohne Beimengung von Kernen oder Zellen bestehen. Erst später sendet eine vom Mesoderma abstammende Zellenhülle, die schon sehr früh auftritt, Fortsätze in das Innere der Bündel hinein, aus denen die späteren kernhaltigen Scheiden dieser Nerven entstehen. In Betreff der Angaben von A. M. Marshall, über den Geruchsnerven des Hühnchens vergleiche man oben S. 609 und 620.

Vergleichung des Geruchsorganes mit dem Auge und Ohre.

Vergleichen wir zum Schlusse noch das Geruchsorgan mit den anderen höheren Sinnesorganen, so finden wir, dass bei demselben, wie beim Auge und Ohre, eine Einstülpung des Hornblattes eine Hauptrolle

Fig. 472. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines 4monatlichen menschlichen Embryo. 8 mal vergr. *s Septum narium cartilagineum; cn Cartilago lateralis narium; ci Cartilago conchae inferioris; cj* Pflugschaarknorpel *Cartilago Jacobsonii; oj Organon Jacobsonii.*

spielt. In der mächtigen Entfaltung dieser Einstülpung übertrifft das Geruchsorgan selbst noch das Ohr, dagegen schnürt sich dieselbe nie ganz ab, sondern bleibt immer in Verbindung mit dem äusseren Hornblatte und der Epidermis. Von einer Einstülpung der *Cutis* bei der ersten Bildung der Riechsäckchen ist nichts zu sehen (Fig. 464), dagegen ist unzweifelhaft, dass schon sehr früh eine mesodermatische Hülle an denselben auftritt, die bald eine besondere Mächtigkeit erlangt und viele Blutgefässe entwickelt. Im nervösen Apparate stimmt das Geruchsorgan bis zu einem gewissen Grade mit dem Auge, indem der hohle *Bulbus olfactorius* mit der primitiven Augenblase und der *Tractus olfactorius* mit dem *Nervus opticus* (nicht mit dem *Tractus opticus*) verglichen werden kann, weicht dagegen ganz vom Gehörorgane ab. Bei allen drei Sinnesorganen endlich kommen noch Umhüllungen von Seiten des mittleren Keimblattes dazu, die freilich bei keinem so ausgedehnt sind, wie bei dem hier geschilderten Apparate. — Mit Bezug auf die vergleichende Anatomie endlich will ich noch daran erinnern, dass fast alle Hauptstadien der Nasenbildung des Menschen bei gewissen Thieren als bleibende sich finden. Besonders erwähnenswerth sind die geschlossenen Riechgruben der Fische, die den embryonalen Riechgrübchen entsprechen, und die Geruchsorgane der Batrachier, die durch kurze Nasengänge vorn in eine grosse Mundhöhle einmünden, welche der primitiven Mundhöhle der Embryonen entspricht, während den übrigen Thieren ein verschieden entwickelter Gaumen und kürzere oder längere Nasenrachengänge zukommen.

Literatur.

Ausser den früher citirten Werken von Dursy No. 94), Götte (106), Waldeyer (256) vergleiche man:

Fleischer, Entw. d. Jacobson'schen Organs in Erlanger Sitzungsber. 1877. — Kölliker, Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen in der Festschrift für Rinecker 1877.

IV. Entwicklung der äusseren Haut.

§ 51.

Allgemeines. Oberhaut, Lederhaut.

Die äussere Haut mit allen ihren Anhängen entwickelt sich von zwei Theilen aus, einmal vom Hornblatte her, das, wie früher geschildert

wurde, dem äusseren Keimblatte angehört, und zweitens von einer oberflächlichen Schicht des mittleren Keimblattes aus, welche wir mit Remak als Hautplatte bezeichneten und deren specielles Verhalten in § 48 beschrieben ist. Aus dem Hornblatte gestalten sich die Epidermis, alle epidermoidalen Theile der Nägel und Haare oder der Horngebilde der Haut (bei Thieren die Krallen, Klauen, Hufe, Hörner, Stacheln, Federn, Schuppen u. s. w.), ferner die Drüsenzellen aller Hautdrüsen, während die Hautplatte die bindegewebigen und muskulösen Theile der Haut und der Hautorgane liefert und die Gefässe und Nerven dieser Theile trägt, die wie anderwärts von aussen in dieselben sich hineinbilden.

Entwicklung der Oberhaut.

Die Oberhaut des Menschen besteht im ersten und im Anfange des zweiten Monates aus einer einfachen Lage sehr zierlicher, zart contourirter, polygonaler Zellen von 27—45 μ Durchmesser mit runden Kernen von 9—13 μ und Kernkörperchen. Unter derselben zeigen sich, in einfacher zusammenhängender Schicht, kleinere Zellen von 6,8—9,0 μ mit runden Kernen von 3,4—4,5 μ als erste Andeutung der Schleimschicht. Beide Lagen sind von der ebenfalls in der ersten Bildung begriffenen Lederhaut kaum zu trennen, was mehrere Beobachter bewogen zu haben scheint, die Epidermis des Fötus dicker anzunehmen, als sie wirklich ist. Bei etwas älteren Embryonen (von 6—7 Wochen) sind zum Theil die Verhältnisse ganz die geschilderten, zum Theil ist die äussere Zellenschicht wie im Absterben begriffen, mehr einer homogenen Membran gleich mit verwischten Zellencontouren und undeutlichen Kernen, während allem Anscheine nach unter ihr eine neue ähnliche Schicht, nur mit kleineren Zellen, sich heranbildet. — Bei Embryonen von 15 Wochen ist die Oberhaut 22—27 μ dick und aus zwei oder drei Lagen von Zellen gebildet. Die äussersten Zellen sind wie die vorhin erwähnten beschaffen, meist sechseckig von 20—27 μ Durchmesser mit runden Kernen von 6,8—9,0 μ und werden bei manchen Embryonen noch von dem eben besprochenen fast structurlosen Häutchen überzogen. Nach innen folgen höchstens zwei Lagen dicht gedrängt stehender kleiner rundlicher Zellen von 6,8—9,0 μ, mit Kernen von 4,5—6,8 μ, entsprechend der Schleimschicht, welche auch hier mit der Cutis fest vereinigt sind und ungefähr die Hälfte der Dicke der Oberhaut betragen.

Im fünften Monate finde ich die Oberhaut in einem Falle an der Ferse und dem Ballen der Hand von 45—54 μ Dicke über den Leistchen der Cutis, 81—90 μ in den Furchen zwischen denselben, am Rücken dagegen nur 45—54 μ dick, von welchen Grössen $^1/_3$ auf die Hornschicht und $^2/_3$ auf das *Rete Malpighii* kommen. Bei einem etwas älteren Embryo hält sie an der Ferse 0,13—0,14 mm (Schleimschicht 0,11, Hornschicht

0,022—0,034 mm), an der Handfläche 0,11 (Schleimschicht 0,09, Hornschicht 0,022), dem Rücken 45—54 μ (Schleimschicht und Hornschicht gleich stark). Die Schleimschicht bestand aus mehreren Lagen kleinerer Zellen, von denen die untersten schon länglich waren und senkrecht standen, die Hornschicht aus mindestens zwei Lagen polygonaler platter Zellen mit runden Kernen.

Im sechsten Monate ist die Oberhaut an der Brust 45—49 μ, in der Handfläche 0,13 mm, an der Fusssohle 0,15 mm dick und besteht überall aus vielen Zellenlagen. Die eine oder zwei äussersten derselben führen kernlose Hornplättchen von 22—31 μ, denen der äusseren Hornschichtlagen des Erwachsenen ganz gleich, dann folgen 3—4 Lagen polygonaler Zellen, die grössten von 22—27 μ, mit Kernen von 9 μ, endlich eine Schleimschicht, deren Dicke die Hälfte oder zwei Fünftheile derjenigen der ganzen Haut beträgt, mit wenigstens 3 oder 4 Lagen rundlicher Zellen von 6,8—9,0 μ, von denen die untersten etwas länglich sind und senkrecht auf der Cutis stehen.

Im siebenten Monate finde ich bei einem ersten Embryo die Oberhaut an der Ferse von 0,27 mm (Schleimschicht 0,16 mm, Hornschicht 0,10 mm) und am Rücken von 0,15 mm (Schleimschicht 0,09 mm, Hornschicht 0,068 mm); bei einem zweiten misst dieselbe an der Ferse 0,27—0,31 mm (Schleimschicht 0,14—0,13 mm, Hornschicht 0,15—0,18 mm), am Knie 0,10—0,14 mm (Schleimschicht 36—54 μ, Hornschicht 68—90 μ). Beide Epidermislagen sind scharf von einander geschieden, gerade wie beim Erwachsenen, und ihre Elemente denen der ausgebildeten Oberhaut gleich, was namentlich von den untersten Theilen des *Stratum Malpighii* und den Plättchen der Hornschicht gilt, welche letzteren kernlos sind und in den oberen Schichten 22—31 μ messen.

Beim Neugeborenen ist, abgesehen von der Dicke der Oberhaut, die in einem Falle an der Ferse 0,22—0,24 mm (Schleimschicht 0,09—0,11 mm, Hornschicht 0,13 mm) betrug, noch weniger etwas Eigenthümliches aufzufinden, ausgenommen, dass die Haut durch Maceration u. s. w. viel leichter als beim Erwachsenen von der Lederhaut sich löst. Die kernlosen Hornplättchen messen 27—36 μ, an den *Labia minora*, wo sie Kerne führen, 36—45 μ. Bei Neugeborenen finden sich auch schon die gekörnten Zellen von Langerhans in den obersten Lagen des *Rete Malpighii* (Langerhans im Arch. f. mikr. Anat. IX S. 74, Figg. 10, 11).

Abschuppung der embryonalen Oberhaut.

Während des embryonalen Lebens kommt eine vielleicht mehrmals wiederholte Abschuppung der Oberhaut vor. Eine solche betrifft wahrscheinlich die zu allererst auftretende Lage polygonaler Zellen, die im zweiten bis vierten Monate in ein fast structurloses Häutchen sich um-

bilden und dann nicht mehr aufzufinden sind, vielleicht auch die Epidermislage, welche die noch nicht durchgebrochenen Haarspitzen deckt (siehe unten bei den Haaren), und ist in der zweiten Hälfte der Fötalperiode als ein energisch vor sich gehender Process mit Leichtigkeit nachzuweisen. Vom fünften Monate an nämlich findet sich eine immer mehr zunehmende Ablösung der äussersten Epidermiszellen, welche, indem sie an den meisten Orten mit dem um diese Zeit ebenfalls zuerst sich ausscheidenden Hauttalge sich vermengen, die sogenannte Fruchtschmiere, *Smegma embryonum*, oder den Käsefirniss, *Vernix caseosa*, darstellen. *Vernix caseosa.* Diese ist eine weissliche oder gelbliche, geruchlose, schmierige Masse, welche namentlich vom sechsten Monate an die ganze Oberfläche des Fötus mit einer oft beträchtlich dicken, selbst geschichteten Lage überzieht und namentlich an den Genitalien, den Beugeseiten der Gelenke (Achsel, Knie, Weichen), der Sohle, dem Handteller, dem Rücken, Ohre, dem Kopfe in grösseren Mengen sich vorfindet. Die Ansichten über den Ursprung dieser Fruchtschmiere waren früher sehr getheilt. In der neueren Zeit hat aber die Annahme von Bischoff (Entwickl. p. 517), dass die *Vernix caseosa* ein Gemeng von Hauttalg und abgelöster Oberhaut sei, immer mehr Geltung gewonnen, indem dieselbe von den Ergebnissen der mikroskopischen wie der chemischen Untersuchungen gestützt wird. Erstere lehren, dass, wie Simon (med. Chemie II, p. 486) zuerst gezeigt, das *Smegma* ganz und gar aus Epidermiszellen, aus Talgzellen und aus Fettkügelchen besteht, was beiläufig gesagt auch die Annahme von einer Bildung desselben aus dem Fruchtwasser widerlegt. Die Epidermiszellen, welche den Hornschichtplättchen der Oberhaut des betreffenden Fötus in Grösse und sonstiger Beschaffenheit vollkommen gleichen, sind bei weitem der vorwiegende Bestandtheil desselben, während die aus den Talgdrüsen stammenden Talgzellen und Fettkügelchen mehr zurücktreten und an den Orten, wo keine Talgdrüsen vorkommen, wie an der Handfläche und Fusssohle, so wie den Nymphen (die bei Neugeborenen noch keine Talgdrüsen haben), der *Clitoris* und ihrem *Praeputium* nur sehr spärlich vorkommen oder wie die Talgzellen selbst ganz fehlen. Das aus diesen Thatsachen hervorspringende Ergebniss, dass die Oberhaut den bei weitem grösseren Antheil an der Bildung des *Smegma* hat, wird auch durch die chemischen Analysen bestätigt. Nach Davy (Lond. Med. Gaz. March 1844) enthält die Fruchtschmiere in 100 Th. 5,75 Olein, 3,13 Margarin, also 8,88 Fett; die übrigen 91,12% kommen auf die Epidermisschüppchen, denn da die *Vernix caseosa* kein freies Fluidum enthält, so müssen die von Davy gefundenen 77,87% Wasser zu den 13,25% fester Substanz der Epidermiszellen hinzugezählt werden. Dieses letztere gilt auch von der Ana-

lyse von Buek (De vernice caseosa, Halis 1844), der in 100 Theilen 10,15% Fett, 5,40 Epithel und 84,45 Wasser, demnach 89,85 Epithel auffand und ausserdem noch in zwei Fällen, in denen das Wasser nicht besonders bestimmt wurde, 14,80% und 9,31% Fett und mithin 86,20 und 89,69 feuchtes Epithel nachwies. Das *Smegma embryonum* tritt in der Regel im sechsten Monate auf, wechselt in Bezug auf seine Menge sehr und ist bei Neugeborenen namentlich bald sehr mächtig entwickelt (an der Menge bis $3^1/_2$ Drachmen betragend, Buek), bald fast ganz fehlend, in welch letzterem Falle dasselbe entweder dem Amnionwasser, das in der That oft Epidermiszellen und auch Fett (Mark in Heller's Archiv, 1845 p. 218) enthält, sich mitgetheilt oder von vornherein weniger ausgebildet haben könnte. Im Allgemeinen scheint das *Smegma* von der Mitte der Fötalperiode an bis zum Schlusse derselben je länger je mehr zuzunehmen und demnach eine unausgesetzt fortdauernde Ablösung der Epidermis in dieser Zeit angenommen werden zu müssen, doch ist es auch gedenkbar, dass im sechsten oder siebenten Monate, in denen man hie und da ungemein viel Fruchtschmiere findet, die Haut ein für allemal sich mächtig desquamirt.

Nach der Geburt stösst sich die abgelöste Oberhaut in Zeit von zwei bis drei Tagen ab und es tritt die bleibende Oberhaut zu Tage, über deren weitere Veränderungen bis zur Körperreife ich äusserst wenig mittheilen kann. Ich mass die Oberhaut eines viermonatlichen Kindes und fand:

	Epidermis in toto.	Rete Malp.	Hornschicht.
Ferse	0,58	0,27	0,31
Fussrücken	0,10—0,13	0,07—0,09	0,036—0,045
Handfläche	0,15—0,22	0,09—0,15	0,068
Fingerrücken	0,12—0,15	0,09—0,11	0,036—0,045

woraus verglichen mit dem Erwachsenen hervorgeht, dass die Epidermis des Säuglings unverhältnissmässig dick ist, und dass diese Dicke besonders auf Rechnung des *Rete Malpighii* kommt, während die Hornschicht nur wenig entwickelt sich zeigt.

Pigment der Oberhaut.

Das Pigment des *Rete Malpighii* entsteht bei den gefärbten Menschenracen erst nach der Geburt. P. Camper (Kleinere Schriften 1782, Bd. I St. 24) sah ein bei der Geburt röthlich und kaum verschieden von dem eines Europäers gefärbtes Negerkind sehr bald an den Rändern der Nägel und um die Brustwarze sich schwarz färben. Am dritten Tage färbten sich auch die Zeugungstheile und am fünften und sechsten verbreitete sich die Schwärze schon über den ganzen Körper. Auch bei Europäern ist bei der Geburt das Pigment des Warzenhofes und der andern früher erwähnten Stellen noch nicht vorhanden und bildet sich erst

im Laufe der ersten Jahre nach und nach, so dass es beim zwei bis drei Monate alten Kinde nur in den ersten Anflügen vorhanden ist.

Sucht man sich aus dem Gesagten über die ganze Entwicklung der Oberhaut ein Bild zu machen, so wird dasselbe immer noch unvollkommen sein. Die zwei primitiven Zellenlagen sind vielleicht schon bei der ersten Anlage des Hornblattes gegeben, wie sie denn auch bei Embryonen von Säugethieren und Vögeln sehr früh auftreten, im entgegengesetzten Falle müssten die Schüppchen wohl als Theilungsproducte der ursprünglich eine einfache Lage bildenden Hornblattzellen angesehen werden. Weiter ist dann die Ausdehnung der Oberhaut in die Fläche und ihre Verdickung zu erklären. Da die Plättchen der Hornschicht bei Embryonen des 3. Monates und bei Neugeborenen nahezu gleich gross sind (s. oben) und bei diesen Gebilden von einer Vermehrung durch Theilung keine Rede sein kann, so lässt sich die Flächenvergrösserung der Hornschicht nur durch wiederholte Abschuppungen erklären, die ja im Fötalleben bestimmt nachgewiesen sind und auch nach der Geburt vorkommen müssen. Was dagegen die Schleimschichtzellen anlangt, die auch nicht wesentlich an Grösse zunehmen, so ist hier die Annahme einer Vermehrung derselben in der Fläche unabweislich, zu welcher dann noch Vermehrungen in der Richtung der Dicke dazu kommen müssen, um die Gesammtveränderungen der Oberhaut begreiflich zu machen. Theilungserscheinungen der Zellen sind im äusseren Keimblatte und auch in der Schleimschicht der Epidermis von Embryonen mit Leichtigkeit nachzuweisen, doch ist das genauere Verhalten der Elemente der letzteren noch gänzlich unbekannt.

Entwicklung der Cutis.

Bei menschlichen Embryonen aus dem Anfange des zweiten Monats, den jüngsten, die ich in Bezug auf diesen Punkt untersucht, misst die ganze Haut, Oberhaut inbegriffen, 13—22 μ. Die Cutis, die von der Oberhaut, namentlich dem *Stratum Malpighii* derselben, nicht wohl zu trennen ist, besitzt durchaus nichts von Erhebungen an ihrer äusseren Seite und zeigt auch von ihren späteren Unterabtheilungen noch keine Spur. Sie besteht durch und durch aus Zellen, von denen die einen rundlich sind und an die der Oberhaut erinnern, die Mehrzahl jedoch bereits spindelförmig erscheint und längere Kerne von 6,8—9,0 μ enthält. Ausserdem glaube ich ein zartes structurloses Häutchen, welches leicht Falten bildet, nicht elastisch ist und ganz an die Linsenkapsel erinnert, das mir bei meinen Präparationen der Haut fast constant vorkam, zwischen Cutis und Oberhaut verlegen zu dürfen, um so mehr, da ich auch bei älteren Embryonen bestimmte Andeutungen eines solchen Gebildes wahrgenommen habe. Ob dasselbe, falls seine Lage wirklich die angegebene ist, zum Corium oder zur Epidermis gehört, kann nicht ent-

schieden werden; ich für mich rechne es genetisch zu letzterer, obschon es fast sicher ist, dass dasselbe später mehr mit dem Corium verschmilzt, betrachte es als eine Art Ausscheidungsproduct der Oberhautzellen und setze es den *Membranae propriae* der Drüsen und in specie der structurlosen Haut der Schweissdrüsen und Haarbälge an die Seite.

Im dritten Monate unterscheidet man von der Haut ganz deutlich zwei Lagen, das Unterhautzellgewebe und die eigentliche Lederhaut, beide ungefähr von gleicher Dicke, im Ganzen mit der Oberhaut 0,13 mm stark. Das durchscheinende, lockere, mit vielen Gefässen versehene Unterhautzellgewebe besteht schon aus ziemlich entwickeltem Bindegewebe mit ganz deutlichen Fibrillen und vielen eingestreuten, runden oder sternförmigen Zellen, enthält dagegen von elastischen Fasern keine Spur. Diese letzteren Theile fehlen auch in der eigentlichen Lederhaut gänzlich, in welcher nichts als jüngeres Bindegewebe mit minder deutlichen Fibrillen und je weiter nach aussen, um so mehr jüngere Formen von solchem, nämlich Spindelzellen mit wenig Zwischensubstanz wahrzunehmen sind. In der 14. oder 15. Woche finden sich auch von den Fettträubchen die ersten Andeutungen in Gestalt von rundlichen oder länglichen Häufchen kernhaltiger 9—22 μ grossen Zellen, welche an einigen wenigen Orten, vor Allem im Gesicht, schon einzelne ganz kleine Fettkörnchen enthalten und mit vielem sich entwickelnden Bindegewebe und mit Gefässen untermengt sind.

Im vierten Monate misst die Haut mit der Epidermis 0,18 mm und ist noch gerade so beschaffen wie im dritten, nur lagern sich allmälig auch an Brust, Nacken, Schulterblattgegend, Handfläche, Sohle, Gesäss kleine Fettkörnchen in die Zellen der Fettträubchenanlagen hinein und bemerkt man jetzt schon die Leistchen der Handfläche und Sohle in Gestalt niedriger, an der Hand 36—45 μ breiter Erhabenheiten. Im fünften Monate werden dieselben bis zu 54 μ breit, 36—45 μ hoch und ganz deutlich, während die Haut in toto bis zu 1,24 mm sich verdickt; zugleich entwickeln sich die Fettzellen im Unterhautzellgewebe weiter, so dass ihre Aggregate im Gesicht schon weissliche Klümpchen darstellen und an den übrigen Orten wenigstens mikroskopisch nachweisbar reicher an Fett sind.

Im sechsten Monate entwickelt sich die Haut mächtiger und erreicht eine Dicke von 1,3—1,5 mm, von denen 0,63 mm auf die eigentliche Lederhaut kommen. An der Aussenfläche der letzteren erscheinen an Hand und Fuss die ersten Spuren der Papillen als kleine warzenförmige Erhebungen, die in zwei Reihen auf den Leistchen stehen und in Bezug auf den feineren Bau aus jungem Bindegewebe zu bestehen scheinen. Das Unterhautzellgewebe tritt jetzt über den ganzen Körper als Fetthaut

auf und hat besonders an Mächtigkeit gewonnen, jedoch zeigt sich, fast noch besser als früher, dass die Fetträubchen der verschiedenen Localitäten in der Entwicklung nicht gleichen Schritt halten. Am schönsten sind dieselben an den Wangen, ferner am Hinterhaupt, Nacken, Hals, den Schultern, der Oberbrustgegend, dem Gesäss, allwo sie überall weissliche, 0,2—1,0mm grosse Klümpchen darstellen; fast ebenso gross und deutlich, jedoch durchscheinend, mehr gallertartig sind dieselben an der Unterbrust, am Bauche, Rücken, Hand und Fuss; klein, farblos und zum Theil nur durch das Mikroskop nachzuweisen am Scheitel, Stirn und den zwei ersten Abschnitten der Extremitäten. Mit diesen Verschiedenheiten im äusseren Ansehen stimmt auch der innere Bau überein. Die weisslichen Klümpchen enthalten ziemlich ausgebildete Fettzellen von 22—34 μ, welche dicht beisammen liegen, ihren Kern meist nicht erkennen lassen und wenige grössere oder selbst nur einen einzigen grossen Fetttropfen, nebst einigen punktförmigen Körnchen führen, während in den blassen Träubchen die meist deutlich kernhaltigen Fettzellen spärlicher und mehr vereinzelt liegen und alle Abstufungen zwischen solchen von 11—12 μ ohne oder mit nur einzelnen wenigen Fettkörnchen und anderen mit 2—5 grösseren Tropfen zeigen. Auch das Bindegewebe nimmt an diesen Verschiedenheiten Antheil, denn während in dem gelatinösen Fette nichts als spindel- und sternförmige Bindesubstanzzellen in grosser Zahl vorkommen, zeigen die weisslichen Klümpchen schon Grundsubstanz mit deutlicher Fibrillenbildung.

Von nun an treten keine neuen Theile mehr in der Haut auf, wohl aber entwickeln sich die schon vorhandenen bis zur Geburt noch in einigen Beziehungen. Die Lederhaut im engeren Sinne verdickt sich im siebenten Monate zu 0,79—0,83 mm (Hand, Fuss), ja selbst bis zu 0,9 mm (Rücken) und nimmt dann bis zur Geburt nur wenig an Stärke zu; ihr Gewebe wird derber und röthlicher, die Leistchen breiter (im siebenten Monate 0,18 mm, beim Neugeborenen 0,22—0,27 mm), die Papillen deutlicher, jedoch sind die letzteren noch bei Neugeborenen, mit Ausnahme der Genitalien, wo ich sie (ob zufällig) gross finde, klein. Im vierten Monate nach der Geburt messen dieselben an der Sohle 0,11—0,13 mm, am Fussrücken 0,054—0,072 mm, der Handfläche 0,09—0,13 mm und besitzen z. Th. ganz deutliche, dunkel contourirte, bis in die Spitze sich erstreckende Nervenfasern von 2,7 μ Breite und nach W. Krause und Langerhans schon bei Neugeborenen auch kleine Tastkörperchen (s. Langerhans in Arch. mikr. Anatomie IX, Taf. XXX Fig. 9). Der *Panniculus adiposus* verstärkt sich ungemein, so dass er schon im siebenten Monate 1—3 mm misst und nach und nach eine kolossale Entwicklung erreicht. Beim Neugeborenen ist derselbe wohl überall relativ stärker als beim

Erwachsenen, an einigen Orten, so z. B. an den Wangen, dem Halse, der Brust, dem *Mons Veneris*, Oberarme, Oberschenkel, oft selbst absolut mächtiger als bei Individuen von mittlerer Beleibtheit, bis zu 6—11 mm Dicke. Die Fettträubchen sind bei Neugeborenen gross, gelblich, die Fettzellen, wie bei Erwachsenen, kleiner in der Lederhaut (22—34 μ) als im subcutanen Gewebe (34—112 μ, meist 67 μ); im vierten Monate nach der Geburt sah ich sie in der Handfläche immer noch zum Theil nur 18—27 μ gross. Elastische Fasern treten vom siebenten Monate an auf, welche bis zur Geburt stärker werden, jedoch auch bei Neugeborenen die stärksten nicht mehr als 1,6—2,2 μ messen.

Meine Beobachtungen über die Ablösung der primitiven einschichtigen Hornschicht von Embryonen sind durch neue Erfahrungen H. Welcker's nicht nur bestätigt, sondern auch in ein besonderes Licht gestellt worden, indem dieser Forscher im Anschlusse an ältere Erfahrungen von Ibsen und Eschricht nachwies, dass bei zahlreichen Geschlechtern von Säugethieren bei den Embryonen Ablösungen der äussersten Oberhautlagen vorkommen und bei einigen in Gestalt einer auffallenden Hülle des gesammten Embryo auftreten, die W. »*Epitrichium*« nennt, weil die emporwachsenden Haare unter ihr ihre Lage haben. Ein solches *Epitrichium* bleibt bei *Bradypus tridactylus* bis zur Geburt bestehen, zerreisst dagegen beim Schweine schon während des embryonalen Lebens und kommt ausserdem noch bei *Choloepus*, *Myrmecophaga*, *Dicotyles* und wahrscheinlich auch beim Pferde vor, wogegen eine theilweise und allmälige Abstossung der obersten Epidermislage, die aus zwei bis fünf Zellenschichten bestehen kann, sich findet bei den Gattungen *Felis*, *Ursus*, *Didelphys*, *Bos*, *Ovis*, *Cervus*, *Hydrochaerus*, *Dasyprocta*, *Coelogenys*, *Dasypus*.

Gestützt auf diese Untersuchungen und auf den Nachweis der bei den Säugern und Vögeln vorkommenden zwei primitiven Epidermislagen, die auch bei Embryonen von Reptilien und Amphibien sich finden, hat Kerbert (l. i. c.) die äussere Epidermislage der Embryonen mit dem Namen »Epitrichialschicht« bezeichnet und angenommen, dass dieselbe etwas von der späteren Hornschicht Verschiedenes sei und vor der Entwicklung dieser typisch sich ablöse. Mir scheint jedoch kein Grund vorhanden zu sein, diese primitive Hornschicht in einen solchen Gegensatz zur späteren Hornschicht zu setzen, und lassen sich die Thatsachen einfach so formuliren, dass die erstgebildeten embryonalen Hornschichtlagen früher oder später sich ablösen; dagegen ist nicht nachgewiesen, dass überall und in erster Linie nur die äusserste Schicht sich abschuppt, und dass zwischen dieser und den nächstfolgenden Hornschichtlagen ein bestimmter Gegensatz besteht.

§ 52.

Entwicklung der Nägel und Haare.

Entwicklung der Nägel.

Die Entwicklung des Nagels beginnt im dritten Monate mit der Bildung des Nagelbettes (siehe auch Valentin, Entwickl. p. 277), welches dadurch von den übrigen Theilen sich abgrenzt, dass durch eine Wucherung der Haut allmälig der Nagelwall entsteht. Anfänglich nun ist das Nagelbett von denselben Zellen bekleidet, welche auch an den übrigen Theilen die Oberhaut bilden (s. § 51), nur zeichnen sich schon im dritten Monate die Zellen des *Stratum Malpighii* durch ihre langgestreckte und polygonale Gestalt (Länge derselben 2,3—3,6 μ) aus. Erst im vierten Monate tritt zwischen *Stratum Malpighii* und Hornschicht des Nagelbettes, welche letztere durch eine einfache Lage polygonaler, deutlich kernhaltiger Zellen gebildet wird, eine einfache Schicht blasser, platter, jedoch ebenfalls vieleckiger und kernhaltiger 20,3 μ grosser Zellen auf, die fest zusammenhängen und als die erste Andeutung der eigentlichen Nagelsubstanz anzusehen sind; zugleich verdickt sich auch das *Stratum Malpighii* unter diesen Zellen, so dass es bestimmt wenigstens aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt ist. Demnach ist der Nagel ursprünglich ganz von der Oberhaut umschlossen, bildet sich auf dem ganzen Nagelbette in Form eines viereckigen Plättchens und entsteht zwischen der embryonalen Schleimschicht und Hornschicht ohne allen Zweifel durch eine Umwandlung der Zellen der Schleimschicht, wofür namentlich auch die geringe Grösse der ursprünglichen Nagelzellen spricht. In weiterer Entwicklung verdickt sich der Nagel durch Zutritt neuer Zellen von unten her, vergrössert sich durch Ausdehnung seiner Elemente und Ansatz neuer solcher an seinen Rändern, bleibt jedoch noch einige Zeit unter der Hornschicht der Epidermis verborgen, bis er am Ende frei wird und selbst in die Länge zu wachsen beginnt, was alles durch folgende Thatsachen belegt wird.

Im Anfange des fünften Monats ist der Nagel noch von einer einfachen Lage kernhaltiger polygonaler Oberhautzellen von 22 μ bedeckt und besteht nur aus einer etwas grösseren, jedoch immer noch einfachen Lage blasser Plättchen von 27—45 μ, die alle mit deutlichen, jedoch ebenfalls blasseren Kernen versehen sind. Das *Stratum Malpighii* zeigt sich wie im vierten Monate, nur sind jetzt die unmittelbar an den Nagel stossenden Zellen etwas grösser, die tiefen mehr länger und senkrecht stehend.

Von nun an verdickt sich der Nagel schnell. Am Ende des fünften

Monats misst er, seine beiden Schichten zusammengenommen, schon 54 μ, in der Mitte des sechsten Monats 96 μ in der Dicke. Zur letztern Zeit lässt sich derselbe schon ganz isoliren, ist fester als die Oberhaut, obschon immer noch weich, noch ohne freien Rand, vielmehr vorn von einem starken queren Wulste von Oberhaut (und des Nagelbettes?) eingefasst. Seine Hornschicht, welcher, mit Ausnahme des unmittelbar vor dem Falze gelegenen Theiles, nunmehr der Ueberzug von Oberhautzellen fehlt, misst 56 μ und besteht aus mehreren Lagen polygonaler, meist etwas in die Länge gezogener, ziemlich fest verbundener Plättchen von 45—63 μ, die, abgesehen von einem blassen, ohne Reagentien oft kaum zu erkennenden Kerne in ihrem Aussehen ziemlich an die Plättchen des Oberhäutchens der Haare erinnern. Das *Stratum Malpighii* ist ebenfalls dicker als früher, nämlich von 54—67 μ, die Zellen der tiefern Lagen sind gerade wie die aus früheren Zeiten länglich und polygonal, 9 μ lang, die der oberen etwas grösser, bis zu 13 μ, mehr regelmässig fünf- oder sechseckig. — Das Nagelbett anbelangend, so sind die Leistchen desselben schon am Ende des vierten Monats angedeutet und im fünften recht schön, 45—54 μ hoch, 9—11 μ breit und 18—31 μ von einander abstehend, welche Grösse somit auch die Breite der Blätter des *Stratum Malpighii* bezeichnet. Im sechsten Monate sind dieselben noch etwas grösser und weiter von einander abstehend.

Beim Neugeborenen ist der ganze Nagel am Körper 0,68—0,74 mm dick, von denen 0,36 mm auf die eigentliche Nagelsubstanz, 0,32—0,38mm auf das *Stratum Malpighii* kommen. Seine Elemente sind fast ganz wie im sechsten Monate und namentlich zeigen sich dieselben im eigentlichen Nagel auch ohne Reagentien noch ziemlich deutlich als länglich polygonale, kernhaltige Plättchen von 45—63μ, wie dies schon zum Theil Schwann bemerkte. Bemerkenswerth ist der an allen Nägeln vorkommende, weit nach vorn ragende freie Rand. Derselbe ist bedeutend dünner und schmäler als der Nagelkörper und durch eine halbmondförmige Linie von demselben geschieden, vorn abgerundet, bis an 4,5 mm lang und offenbar nichts Anderes als der Nagel aus einer früheren Zeit, der durch das im Laufe der Entwicklung eingetretene Längenwachsthum des Nagels nach vorn vorgeschoben wurde. In der That entspricht derselbe auch in seiner Grösse so ziemlich einem Nagel aus dem sechsten Monate.

Ueber die Entwicklung des Nagels nach der Geburt kann ich nicht viel anführen. Bei einem Kinde von vier Monaten fand ich, ob durch Zufall weiss ich nicht, den Daumennagel dünner als bei dem vorhin erwähnten Neugeborenen, 0,18—0,22 mm in seiner Hornschicht, 0,13 mm im *Stratum Malpighii* messend und die Leisten des Nagelbettes 0,09—0,10 mm hoch, mit Elementen wie bei diesem, jedoch ohne den langen

freien Rand der Neugeborenen; in der That geht der letztere bald nach der Geburt wenigstens einmal, nach E. H. Weber selbst mehrmals, wahrscheinlich in Folge äusserer mechanischer Eingriffe, denen derselbe seiner Zartheit wegen nicht zu widerstehen im Stande ist, ab. Im sechsten und siebenten Monate nach der Geburt ist, wie ich finde, der Nagel, den die Kinder mit zur Welt bringen, ganz durch einen neuen ersetzt und im zweiten und dritten Jahre unterscheiden sich die Nagelplättchen in Nichts von denen des Erwachsenen und stimmen namentlich auch in der Grösse mit denselben überein, woraus hervorgeht, dass der Nagel ebenfalls weniger durch Vergrösserung seiner Elemente, als durch Ansatz neuer Schüppchen an seinen Rändern und von unten her sich vergrössert und verdickt.

Anmerkung. Man vergleiche die in manchen Puncten abweichende Darstellung von Unna l. c. p. 66, der gegenüber ich die meine in allen Puncten aufrecht halte. Bei der Kürze der Darstellung dieses Forschers ist mir nicht klar geworden, wo eigentlich und in welcher Form der Nagel zuerst entstehen soll, nur geht aus dem Gegensatze, in den derselbe zu mir sich stellt, hervor, dass Unna den primitiven Nagel nicht auf dem ganzen Nagelbette in toto sich bilden lässt. Die von mir zuerst beschriebene Hornschicht, die anfangs den Nagel deckt, nennt Unna »*Eponychium*«. Wenn Unna behauptet, dass der junge Nagel nicht wiederholt in toto sich abwerfe, wie ich angebe, sondern von hinten her sich vorschiebe, so legt er mir eine Ansicht unter, die ich nie ausgesprochen, indem gerade ich den jungen Nagel nach vorn wachsen und an seinem Rande Verluste erleiden liess Mikr. Anat. II. 1 S. 96. Auch mit Bezug auf die Frage, ob der Nagel im Nagelbette noch Zuwachs erfahre, bleibe ich gegen Unna bei meinen früheren Darstellungen, für die auch Heynold sich ausgesprochen hat (Virch. Arch. Bd. 65).

Entwicklung der Haare. Erste Bildung derselben.

Die ersten Anlagen der Wollhaare und ihrer Scheiden fand ich bei menschlichen Embryonen gerade wie Valentin am Ende des dritten oder im Anfange des vierten Monats, und zwar zuerst an Stirn und Augenbrauen. Es bestanden dieselben (Fig. 473 *A*) aus 15 μ grossen Zellenhaufen von warzenförmiger Gestalt, die schon dem blossen Auge als winzig kleine, zahlreiche, von regelmässigen Zwischenräumen getrennte, weissliche Pünktchen sichtbar waren. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich leicht, dass die weissen Wärzchen mit dem *Rete Malpighii* der Oberhaut, das um diese Zeit nur aus einer, höchstens zwei Zellenlagen besteht, continuirlich zusammenhingen und nichts anderes als ganz solide Fortsätze desselben waren, welche in schiefer Richtung in die Lederhaut eindrangen und hier in den Maschen eines zierlichen Capillarnetzes drin lagen; ihre Zellen zeigten sich auch in der That denen der Schleimschicht der Oberhaut vollkommen gleich (Fig. 473 *B*),

nämlich rund, 6,8—9,0 μ gross und mit einer hellen körnigen Masse und runden Kernen von 4,5—6,8 μ versehen. Von einer Umhüllung dieser Anlagen mit einem Theile der Cutis war keine Spur zu sehen, mit andern Worten das, was ich den eigentlichen Haarbalg nenne, noch gar nicht angelegt. In der 15. Woche zeigten sich an den angegebenen Orten die Fortsätze der Schleimschicht der Oberhaut zum

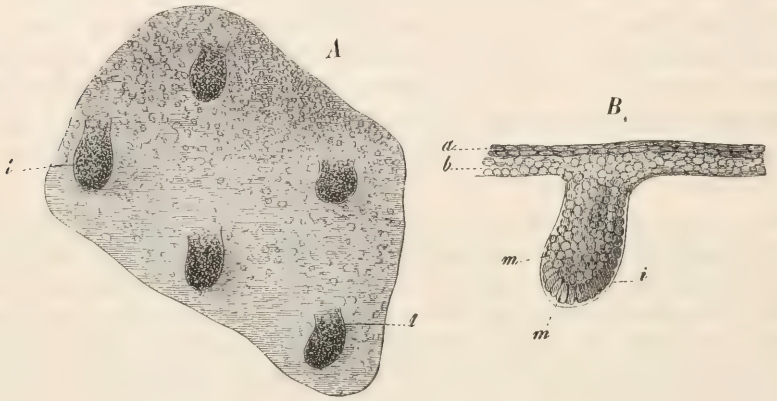


Fig. 473.

Theil schon grösser, 56—68 μ lang, 29—45 μ breit, flaschenförmig von Gestalt und von blossem Auge noch leichter als weissliche, längliche, in Abständen von 0,13—0,22 mm reihenweise geordnete Flecken zu erkennen. Dieselben waren immer noch durchaus solide, aus kleinen runden Zellen gebildete Körperchen wie früher und enthielten von einem Haare noch keine Spur. Dagegen fand sich jetzt um sie herum eine anfangs ganz zarte, nach und nach immer schärfer werdende Contour, die, wie die Behandlung mit Natron (Fig. 473 *B*) erwies, nur der mikroskopische Ausdruck einer besonderen, um sie herumgelegten structurlosen Hülle war, die continuirlich in ein zwischen *Rete Malpighii* und Cutis gelegenes und mit ersterem fester verbundenes zartes Häutchen sich fortsetzte. Ausser dieser Hülle, die wohl nichts anderes als die auch an den ausgebildeten Haarbälgen vorhandene, von mir aufgefundene structurlose

Fig. 473. *A*. Ein Stückchen der Oberhaut der Stirn eines 16 Wochen alten menschlichen Embryo von der unteren Fläche mit den Anlagen der Haarbälge und Haare *l*, 50mal vergr. *B* Eine solche Haaranlage, 350mal vergr., von der Seite; *a* Hornschicht der Oberhaut; *b* Schleimschicht derselben; *i* structurlose Haut aussen um die Haaranlagen herum, die sich zwischen Schleimschicht und Corium fortzieht; *m* rundliche, zum Theil längliche Zellen, welche die Haaranlage vorzüglich zusammensetzen.

Membran ist, kommt an den Haarbälgen noch hie und da eine äussere, einfache, vom Mesoderma abstammende Zellenlage vor, die meist nur in Fetzen, selten ganz mit denselben von der Cutis sich ablöst, in welcher ich die erste Andeutung der Faserlage der Haarbälge sehe.

In der 16. und 17. Woche vergrössern sich die Fortsätze der Schleimschicht sammt ihren Hüllen, die ich nun einfach Haaranlagen nennen will, bis zu 90—135 μ Länge und 68—90 μ Breite, verstärken sich in ihren Hüllen, zeigen jedoch noch keine Spur eines Haares; dagegen tritt jetzt in ihren Zellen eine etwelche Aenderung ein, indem diejenigen unter ihnen, die an die structurlose Hülle anstossen, besonders am dickeren Ende der Haaranlagen, sich etwas verlängern und mit ihrer Längsaxe senkrecht auf die Fläche derselben stellen. Schon jetzt zeigt sich auch, dass nicht alle Haaranlagen des Gesichtes gleich rasch vorrücken, und noch deutlicher wird dieses in der 18. Woche, in der an den Augenbrauen zuerst die Haare sich zu zeigen beginnen. Dies geschieht so: Wenn die flaschenförmigen Haaranlagen bis zu 0,22—0,45 mm gewachsen sind, so zeigt sich als allererstes Zeichen weiterer Veränderungen, dass die centralen von den Zellen, welche die structurlose Hülle umschliesst, etwas sich verlängern und mit ihrer Längsaxe derjenigen der Anlagen sich gleichstellen, während die peripherischen Zellen mit ihrem nun ebenfalls länger gewordenen einen Durchmesser sich in die Quere legen. So entsteht eine verschiedene Schattirung der bisher noch ganz gleichmässig gebauten Haaranlagen und grenzt sich in denselben eine centrale kegelförmige, unten breite, nach oben spitz auslaufende Masse von einer unten schmalen, oben stärkeren Rinde ab (Fig. 474 *A*). Ist die Haaranlage 0,50 mm lang, so wird diese Abgrenzung noch deutlicher, indem dann der etwas länger und besonders breiter gewordene innere Kegel ein lich-

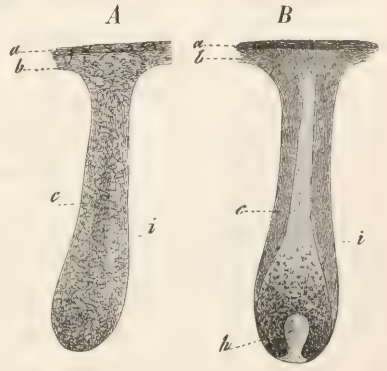


Fig. 474.

Fig. 474. Anlage der Haare der Augenbrauen, 50mal vergr. *A* Anlage von 0,45 mm Länge, deren innere Zellen von den äusseren sich etwas abzugrenzen beginnen und einen schwach angedeuteten längsstreifigen Kegel bilden. *B* Eben solche von 0,49 mm Länge, deren innere Zellen einen deutlichen Kegel bilden, noch ohne Haar, aber mit angedeuteter Papille. *a* Hornschicht der Oberhaut; *b* Schleimschicht derselben; *c* äussere Wurzelscheide des späteren Balges; *i* structurlose Haut aussen an derselben; *h Papilla pili.*

teres Ansehen gewinnt und so ganz scharf von den peripherischen Zellen absticht (Fig. 474 *B*). Endlich scheidet sich auch an Haaranlagen von 0,63 mm der innere Kegel in ein centrales, etwas dunkleres und in ein äusseres, ganz durchsichtiges und glashelles Gebilde, das Haar und die innere Wurzelscheide, während nunmehr die peripherischen, undurchsichtig gebliebenen Zellen als äussere Wurzelscheide nicht zu verkennen sind (Fig. 475 *A*). Zugleich tritt die schon früher (Fig. 474 *B*) in schwachen Spuren sichtbare Haarpapille deutlicher hervor und wird auch der eigentliche Haarbalg kenntlicher, indem die äusserlich an der structurlosen Haut gelagerten Zellen in Fasern überzugehen beginnen, und schon jetzt in ihrer sich kreuzenden Richtung sich kundgeben. Vollkommen in derselben Weise, wie an den Augenbrauen, entstehen auch die Haarbälge und Haare an den übrigen Orten, nur fällt ihre Bildung in eine etwas spätere Zeit. In der 15. Woche sind ausser an Stirn und Brauen noch keine Haaranlagen sichtbar, in der 16. und 17. Woche treten sie am ganzen Kopfe, Rücken, Brust und Bauch auf, in der 20. Woche erst an den Extremitäten. Die Haare selbst zeigen sich nie früher als 3—5 Wochen nach Entstehung der Haaranlagen, so sind z. B. in der 19. Woche, ausser an Stirn und Augenbrauen, nirgends Haare in den Anlagen zu sehen und in der 24. Woche mangeln dieselben noch an Hand, Fuss und zum Theil am Vorderarme und Unterschenkel. Ueberall erscheinen sie uranfänglich in Gestalt gestreckter, conischer, blasser Körper, mit sehr dünnem Schafte, ungemein feiner Spitze und ziemlich dicker Wurzel, fast wie sie Simon von Schweineembryonen schildert. Die Wurzel eines jeden dieser jungen Haare sitzt in dem dickeren Ende je eines flaschenförmigen Fortsatzes der Oberhaut, die Spitze in den an das *Stratum Malpighii* stossenden Hälsen derselben, ohne die Hornschicht der Oberhaut zu erreichen oder gar zu durchbohren (Fig. 475 *A*), und um dieselben, sowie um den Schaft herum zieht sich bis zur Wurzel herab eine nach unten dickere, durchsichtige Hülle, als die erste Anlage der inneren Wurzelscheide, während der äussere Theil der Fortsätze ganz deutlich als äussere Wurzelscheide und faseriger Haarbalg erscheint.

Frägt man nach den specielleren Verhältnissen der Bildung dieser ersten Haare und ihrer Scheiden, so ist sicher, dass die ersten Anlagen derselben von der Schleimschicht der Oberhaut aus durch eine Wucherung derselben nach innen sich bilden. Wie das Haar in diesen Oberhautfortsätzen sich bildet, ist schwerer zu sagen und frägt es sich vor Allem, ob Haar und innere Scheide von einem Puncte aus oder gleich in ihrer Totalität als kleines Haar und vollkommene Scheide entstehen. Ich war früher der letzten Ansicht zugethan, während Simon

seiner Zeit annahm, dass die Wurzel zuerst zum Vorschein komme und die übrigen Theile aus sich heraustreibe (Müll. Arch. 1841 S. 361) und Götte behauptet (p. 283), dass das Haar mit dem Schafte beginne und

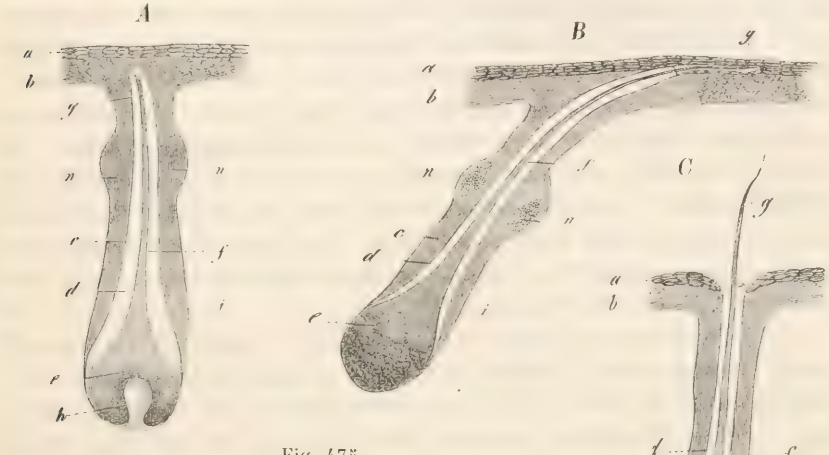


Fig. 475.

die Zwiebel erst später sich bilde. Neuere unten zu erwähnende Untersuchungen haben mir die Ueberzeugung verschafft, dass Simon im Rechte ist und spreche ich jetzt meine Ansicht dahin aus, dass die Zellen im Grunde der Haarkeime von dem Augenblicke an, wo eine Cutispapille in letztere sich hineingebildet hat, als eigentliche erste Anlage des Haares zu betrachten sind. Mit andern Worten, es bilden die Zellen, welche die eben entstandene Haarpapille bedecken, das Haar und seine innere Wurzelscheide, die untrennbar zu demselben gehört. Indem diese Zellen sich vermehren, nimmt ein Theil derselben zugleich eine längliche Gestalt an, und so entsteht auf der Papille zuerst ein ganz kleiner Kegel,

Fig. 475. *A* Haaranlage von den Augenbrauen mit eben entstandenem, aber noch nicht durchgebrochenem Haar von 0,63 mm Länge. Die innere Wurzelscheide überragt oben die Haarspitze in etwas und seitlich am Halse des Balges zeigen sich in Gestalt zweier warzenförmigen Auswüchse der äusseren Wurzelscheide die ersten Anlagen der Talgdrüsen. *C* Haarbalg von ebendaselbst mit eben durchgebrochenem Haar. Die innere Wurzelscheide ragt in die Oeffnung des Haarbalges hinein; Talgdrüsenanlagen sind hier noch keine da. *B* Haarbalg von der Brust eines 17 Wochen alten Embryo. Das Haar ist noch nicht durchgebrochen und liegt mit seiner Spitze und einem Theile seiner inneren Wurzelscheide flach unter der Hornschicht der Oberhaut, zum Theil selbst zwischen den Lamellen derselben. Die Buchstaben *a*, *b*, *c*, *h*, *i* bedeuten dasselbe, wie in Fig. 474. *e* Haarzwiebel; *f* Haarschaft; *g* Haarspitze; *n* Anlagen der Talgdrüsen.

der durch Nachschub von der Papille her immer länger werdend nach und nach in seinen entfernten Theilen verhornt und zugleich in Haar und Wurzelscheide sich sondert, indem die betreffenden Zellen abweichende Umgestaltungen erleiden. Somit ist das erste, was vom Haare da ist, seine *Matrix* oder das letzte Wurzelende auf der Papille, sobald aber auch nur einige Lagen verlängerter Zellen von dieser aus gebildet sind, kann man schon von einem ganzen Haare reden, und deswegen auch sagen, dass die Haare, sobald ihre Anlagen sichtbar werden, in toto gegeben sind, nur dass diese Haaranlagen viel kürzer sind als ich früher annahm. Wenn somit Simon das Richtige getroffen hat, so ist doch auch Götte nicht im Unrecht, denn wenn man Haar nur das Verhornte nennt, so kann man sagen, die Spitze entsteht zuerst, dann der Schaft und zuletzt die Wurzel.

Die Elemente der jüngsten Haare scheinen nichts als verlängerte Zellen, ähnlich denen der Rinde der späteren Haare zu sein, deren Entstehung wohl unzweifelhaft durch Verlängerung und chemische Umwandlung der innersten Zellen der Haaranlagen zu denken, aber nicht wirklich zu beobachten ist. Markzellen fehlen gänzlich, dagegen ist das Oberhäutchen deutlich vorhanden. Die innere Scheide ist streifig, hat keine Lücken und scheint aus Zellen zu bestehen, deren Entwicklung ich ebenfalls nur vermuthungsweise durch eine Metamorphose der zwischen Haar und äusserer Scheide gelegenen Zellen erkläre. — Der eigentliche Haarbalg bildet sich in seinen Faserlagen wesentlich in loco aus den die Haaranlage umgebenden Bildungszellen der Cutis, kann aber möglicherweise auch als eine Einstülpung der Cutis durch die hervorsprossenden Oberhautfortsätze gedacht werden. Sein structurloses Häutchen, das schon so früh erscheint, möchte in einer engen Beziehung zu den äusseren Zellen der Haaranlagen, resp. der äusseren Wurzelscheide stehen und ähnlich den *Membranae propriae* der Drüsen durch eine Ausscheidung derselben sich bilden, doch stehen mir in Betreff dieses Punctes keine bestimmten Thatsachen zu Gebote, so wenig als über die Entstehung der Haarpapille, die als eine Wucherung des faserigen Theiles des Haarbalges aufzufassen ist und zu einer Zeit erscheint, wo der Haarbalg noch kaum als Ganzes sich nachweisen lässt, woraus sich auch erklärt, dass sie so leicht mit der Anlage von Haar- und Wurzelscheiden sich herauszieht. Bei dem ersten Auftreten der Haaranlagen ist die Papille sicher noch nicht gebildet und erinnere ich an die Uebereinstimmung mit den Zähnen, deren epitheliale Schmelzkeime lange vor der Zahnpapille entstehen.

Die weitere Entwicklung der einmal gebildeten Haare ist nun einfach folgende. Die jungen Haarbälge verlängern sich immer mehr, wie

mir schien vorzüglich durch Massenzunahme des Restes der Zellen der ursprünglichen Fortsätze der Oberhaut, die jetzt schon bestimmt die äussere Wurzelscheide und den untersten Theil der Haarzwiebel darstellen, während auch der faserige Theil des Haarbalges sich ausdehnt. Zugleich beginnen die Haare selbst zu wachsen und durchbohren zum Theil die Epidermis unmittelbar (Augenbrauen, Wimpern) (Fig. 475 *C*), zum Theil schieben sie sich mit ihren Spitzen zwischen Hornschicht und *Stratum Malpighii* oder in die Elemente der Hornschicht selbst hinein (Fig. 475 *B*) und wachsen noch einige Zeit lang, bedeckt von der Oberhaut, fort (Brust, Bauch, Rücken, Extremitäten (?), um endlich ebenfalls durchzubrechen. Der Vorgang, der bei diesem Durchbruche stattfindet, ist wahrscheinlich grösstentheils ein mechanischer, bewirkt durch das Andrängen der stärker und fester werdenden Haare an die um diese Zeit noch zarte Oberhaut. Ich schliesse dies namentlich aus dem Umstande, dass, wenigstens bei menschlichen Embryonen, nicht blos das Haar, sondern auch die innere Wurzelscheide durchbricht und frei zu Tage kommt (Fig. 475 *C*); wahrscheinlich ist vorzüglich sie es, die als festeres Gebilde der weichen Haarspitze gleichsam Bahn bricht. Doch wäre es auch möglich, dass, wie ebenfalls Bischoff vermuthet, eine um diese Zeit stattfindende Loslösung der obersten Epidermislage das Hervortreten der Haare beförderte, da ja eine Desquamation der Oberhaut beim Embryo nachgewiesen ist und gerade der Anfang der stärksten und letzten Abschuppung, die mit der Bildung der *Vernix caseosa* endet, in die Zeit des ersten Hervorbrechens der Haare fällt (s. oben).

Lanugo.

Die Wollhaare, Lanugo, sind kurze feine Härchen, deren eigenthümliche Stellung Eschricht genauer verfolgt hat (Müll. Arch. 1837), auf den hier verwiesen wird. Dieselben messen an der Zwiebel 22 μ, am Schafte 13 μ, an der Spitze 2,7—4,5 μ, sind hellblond oder farblos, bestehen vorzüglich aus Rindensubstanz und brechen ebensowenig allerwärts zugleich durch, als ihre Anlagen zu derselben Zeit sich bilden, vielmehr zeigen sie auch in Bezug auf dieses Verhältniss dieselben Unterschiede, die sonst in ihrer Entwicklung sich kund geben, so dass zwischen dem Durchbruche der ersten Härchen an Augenbrauen und Stirn (meist in der 19. Woche) und denen der Extremitäten (in der 23. bis 25. Woche) ein Zeitraum von 5—6 Wochen liegt, und erst am Ende des 6. oder im Anfange des 7. Monates der Durchbruch vollendet ist. Die Wollhaare besitzen kein Mark, wohl aber ein Oberhäutchen. Die Zwiebel ist beim Menschen meist ungefärbt, seltener, wenigstens hier in Franken, schwärzlich, und sitzt auf einer oft sehr deutlichen Haarpapille auf, welche vom Grunde des Haarbalges wie gewöhnlich sich erhebt. An diesem unterscheidet man jetzt schon die longitudinale und transversale

Faserlage und ebenso die Glashaut. Seine Wurzelscheiden sind sehr entwickelt. Die äussere Wurzelscheide misst 9—18 selbst 27 μ, und besteht durch und durch aus kernhaltigen rundlichen Zellen, wie die der untersten Theile der Zwiebel; die innere Scheide, von der relativ sehr bedeutenden Dicke von 13—18 μ, ist glashell und besitzt, wenn auch anfänglich eine grössere Länge, doch denselben Bau wie später, nur fehlen in ihrer äusseren Schicht die Lücken.

Nach ihrem Hervorbrechen wachsen die Wollhaare langsam fort, bis zur Länge von etwa 6,8—13,5 mm, und zwar am Kopfe mehr als an den übrigen Theilen, bleiben in ihrer Mehrzahl bis ans Ende des Fötallebens bestehen und färben sich nach und nach etwas dunkler, in manchen Fällen, wie am Kopfe, selbst schwärzlich; ein anderer ganz geringer Theil fällt ab, gelangt ins Fruchtwasser, wird mit demselben oft vom Fötus verschluckt und ist dann im *Meconium* zu finden. Ein eigentliches Abwerfen der Haare findet sich nach dem, was ich sehe, in der Fötalperiode durchaus nicht, vielmehr kommen die Kinder mit der Lanugo zur Welt; ebensowenig zeigt sich aber auch nach ihrem gänzlichen Hervorbrechen ferner noch eine Spur von einer Haarbildung, wenigstens kann ich meinen bisherigen Erfahrungen zufolge Günther's Ausspruch (Lehrb. d. allg. Physiol. p. 307), dass man auch später fast zu allen Zeiten des Fötallebens neben älteren Haaren noch ganz junge Haarbälge finde, nicht beistimmen.

Haarwechsel. Die Art und Weise, wie die Haare nach der Geburt sich verhalten, ist für den Menschen zuerst von mir beschrieben worden (Mikroskopische Anatomie II 1 1850), nachdem bereits durch Heusinger und Kohlrausch, und später vor Allem durch die gleichzeitig mit den meinigen veröffentlichten Erfahrungen von Langer der Haarwechsel der Thiere genauer bekannt geworden war. Nach meinen Beobachtungen findet sich beim Menschen nach der Geburt ein totaler Haarwechsel, der von den Haarbälgen der Wollhaare ausgeht, indem dieselben von ihren unteren Enden aus Sprossen treiben, in denen dann die neuen Haare, die man Ersatz- oder secundäre Haare heissen kann, sich bilden. Die genaueren hierbei stattfindenden Vorgänge sind folgende.

In erster Linie treiben, wie ich bei Neugeborenen und Kindern des ersten und zweiten Jahres fand, die Haarzwiebel und die äussere Wurzelscheide im Grunde des Haarbalges, indem sie untrennbar sich vereinigen, anfangs kurze und dann längere cylindrische Fortsätze von 0,10—0,22 mm gerade nach unten oder etwas nach der Seite. Ein solcher Fortsatz, dessen Bau genau derjenige der äusseren Wurzelscheide ist, besitzt an seinem unteren Ende eine Grube für die Aufnahme der alten Wollhaarpapille, wogegen das Wollhaar selbst nicht in denselben hineingeht,

vielmehr über demselben in eigenthümlicher Weise und zwar ganz scharf abgesetzt mit einem etwas dickeren, am Rande gezackten und wie das Haar selbst dunkleren Kölbchen endigt, an dem keine Spur von jüngeren Bildungen, von noch weichen unverhornten Zellen sich findet, wie sie sonst an gewöhnlichen Haarzwiebeln vorkommen. Die innere Wurzelscheide ist sowohl unten als oben nur noch in Andeutungen vorhanden und selbst gar nicht da, während die äussere Scheide vollkommen entwickelt sich zeigt, rund um das Haarkölbchen herumzieht und somit mit der früheren Zwiebel verschmolzen ist.

Verfolgt man die beschriebenen eigenthümlichen Fortsätze, die man ohne Weiteres Haaranlagen oder Haarkeime nennen kann, so bemerkt man, dass in denselben, indem sie noch länger und dicker werden, eine Sonderung der äusseren und inneren Zellen eintritt, ähnlich derjenigen, die schon oben bei der Entstehung der Wollhaare in den Fortsätzen des *Stratum Malpighii* der Haut geschildert wurde. Während nämlich die äusseren Zellen besagter Fortsätze rund und ungefärbt bleiben, wie sie es früher waren, fangen die innern an, Pigment in sich zu entwickeln und sich zu verlängern, und grenzen sich zugleich als eine kegelförmige, mit der Spitze nach oben gerichtete Masse von den ersteren ab. Anfänglich nun (Fig. 476 *A*) ist diese mittlere Masse ganz weich und wie die äusserlich sie umgebenden Zellenschichten in Natron leicht löslich; später jedoch, nachdem sie sammt dem Fortsatze, der sie einschliesst.

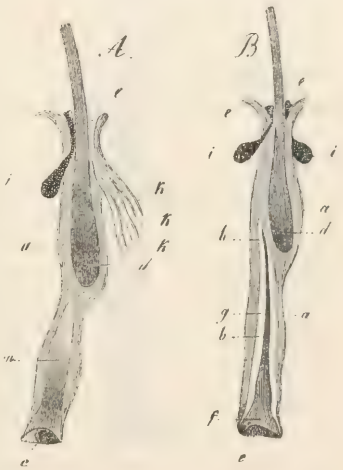


Fig. 476.

Fig. 476. Ausgezogene Augenwimpern eines einjährigen Kindes. 20mal vergr. *A* Eine solche mit einem Fortsatze der Zwiebel oder äusseren Wurzelscheide von 0,56 mm, in welchem die centralen Zellen länglich sind (ihr Pigment ist nicht wiedergegeben) und als ein deutlicher Kegel von den äusseren sich abgrenzen. *B* Augenwimper, in deren Fortsatz von 0,67 mm Länge der innere Kegel in ein Haar und eine innere Wurzelscheide umgebildet ist. Das alte Haar ist höher heraufgerückt und besitzt ebenso wenig wie in *A* eine innere Wurzelscheide. *a* Aeussere Wurzelscheide; *c* Grube zur Aufnahme der Haarpapille; *d* Zwiebel des Haares; *e* Schaft desselben; *l* Uebergang der äusseren Wurzelscheide in die Schleimschicht der Oberhaut; *i* Talgdrüsen (ohne Bindehülle), die mit dem Haare aus seiner Scheide sich herausgezogen haben; *b* Innere Wurzelscheide des junges Haares; *f* Zwiebel; *g* Schaft; *h* Spitze des jungen Haares; k drei Schweisskanäle, die in *A* in den oberen Theil des Haarbalges einmünden.

sich noch mehr in die Länge gezogen hat, werden ihre Elemente härter und scheiden sich zugleich in zwei Theile, einen inneren dunkleren, pigmentirten und einen äusseren hellen, die nichts anderes als ein junges Haar sammt seiner inneren Scheide sind (Fig. 476 *B*).

Die weitere Entwicklung der bezeichnetermassen in Einem Balge befindlichen zwei Haare ist leicht zu verfolgen. Dieselbe zeigt als Hauptmomente die, dass während einerseits das junge Haar mit seinen Scheiden immer mehr wächst und sich verlängert, anderseits das alte, schon längst im Wachsthume stillstehende, immer mehr nach aussen geschoben wird. Eine Vergleichung der Figg. 476 *B* und 477 wird diese Vorgänge besser als jede ausführliche Beschreibung versinnlichen. In Fig. 476 *B* ist das secundäre Haar eben erst entstanden, mit seiner Spitze nicht über seine innere Wurzelscheide hervorragend und von einer mässig langen äusseren Wurzelscheide umhüllt, während das Wollhaar noch in einem ziemlich langen Balge steckt. In Fig. 477 *A* ist das junge Haar mit seiner Spitze schon bis zur Oeffnung des alten Balges gedrungen, seine Wurzelscheiden haben sich verlängert und die innere ist neben der Zwiebel des abgestorbenen Haares in die Höhe gewachsen, welche weiter hinaufgerückt ist. In Fig. 477 *B* endlich ist das junge Haar ganz herausgetreten und kommt neben dem alten noch höher hinaufgeschobenen zu derselben Oeffnung heraus, und zugleich hat sich auch seine innere Wurzelscheide noch mehr verlängert und reicht nun bis an die Insertionsstellen der Talg- und Schweissdrüsen, welche letzteren, wie ich gezeigt, äusserst häufig, in einem Falle selbst zu dreien, in das obere

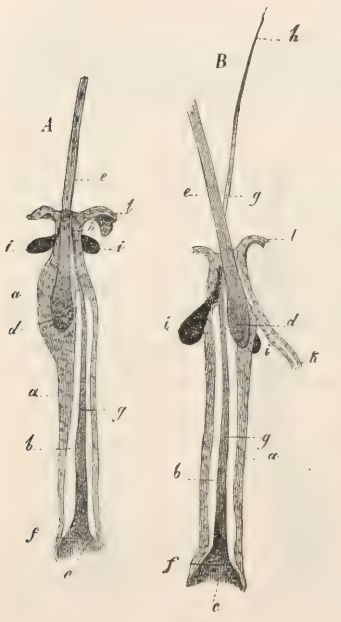


Fig. 477.

Fig. 477. Zwei Augenwimpern mit den Wurzelscheiden von einem einjährigen Kinde, jede mit einem alten und einem hervorwachsenden jungen Haar, 20mal vergr. *A* Eine solche mit einem jungen Haar, dessen Spitze schon bis an die Mündung des alten Balges reicht, während das alte Haar noch höher gerückt ist als in Fig. 476 *B*. *B* Das junge Haar ist gänzlich herausgetreten und es kommen nun zwei Haare zu einer Oeffnung heraus. Die Zwiebel der alten Haare sitzt jetzt gleichsam nur in einer Ausbuchtung des Haarbalges des jungen Haares. Ein Schweisskanal mündet in den Haarbalg. Die Buchstaben bedeuten dasselbe wie in Fig. 476.

Ende der Haarbälge der Augenwimpern einmünden. Ist einmal die Entwicklung der jungen Haare so weit gediehen, so ergibt sich das letzte Stadium fast von selbst. Das alte, schon längst nicht mehr wachsende und mit dem Grunde des Balges nicht mehr in Verbindung stehende, ganz nach aussen geschobene Haar fällt aus, während dagegen das junge Haar noch grösser und stärker wird und die von dem alten gelassene Lücke ausfüllt.

Diess in allgemeinen Umrissen die Art und Weise, wie bei Kindern der Haarwechsel zu Stande kommt. Mit Bezug auf Einzelnheiten will ich nur noch den Vorgang, der das Absterben und Heraufrücken des alten Haares bewirkt, etwas näher beleuchten. Als das *Primum movens* hierbei betrachte ich die Entstehung der geschilderten Fortsätze der Haarzwiebeln und äusseren Wurzelscheiden im Grunde der Bälge. Diese treiben, da die Bälge sich nicht auch entsprechend verlängern, alle über ihnen gelegenen Theile in die Höhe und setzen einen immer grösseren Zwischenraum zwischen der Haarpapille und dem eigentlichen Haare, oder dem Punkte, wo die runden Zellen der Zwiebel anfangen sich zu verlängern und zu verhornen. So wird das Haar gewissermassen von seinem ernährenden Boden abgehoben, erhält immer weniger Zufuhr von Blastem, steht endlich im Wachsthume still und verhornt auch in seinen untersten Theilen. Die Zellen der Fortsätze dagegen, die mit der Papille in Verbindung stehen, beziehen aus derselben fortwährend neues Bildungsmaterial und benutzen dasselbe, aus freilich unbekannten Gründen, vorläufig nicht zur Bildung von Hornsubstanz, sondern zu ihrem eigenen Wachsthum. So erreichen die Fortsätze eine immer bedeutendere Länge und drängen auf ganz mechanische Weise die verhornte alte Haarwurzel sammt ihren Scheiden ganz nach oben bis an die Einmündungsstellen der Talgdrüsen, wobei allem Anscheine nach auch eine theilweise Auflösung der alten Scheiden stattfindet. Ganz sicher nachzuweisen ist eine solche für die innere Scheide, welche selbst an noch tief stehenden Haaren meist nicht mehr vorhanden ist, und was die äussere Scheide anbelangt, so lässt sich von derselben doch kaum annehmen, dass sie aus den Haarbälgen herausgestossen werde und gleichsam durch wiederholte Desquamationen der Haut um die Mündungen der Bälge herum mit dem heraustretenden Haare sich verkürze und ist es daher wohl das beste, die Verkürzung derselben gerade wie das Schwinden der inneren Scheide von einem mit dem Absterben des alten Haares eingeleiteten und während seines Nachobenrückens beständig fortdauernden Resorptionsprocesse abhängig zu machen.

Den eben geschilderten Haarwechsel beobachtete ich zuerst an den Augenwimpern eines einjährigen Kindes, während ich die oben S. 786

beschriebenen Fortsätze an allen Wollhaaren eines Neugeborenen und an denen von Kindern der ersten zwei Jahre aufgefunden hatte. Seit dieser Zeit habe ich dieser Angelegenheit weitere Beachtung geschenkt und kann nun ergänzend mittheilen, dass im Allgemeinen alle Haare während der ersten Lebensjahre einen Wechsel erleiden. Wie der Haarwechsel in späteren Zeiten beim Menschen sich gestaltet, ist noch nicht mit der nöthigen Bestimmtheit festgestellt. Ganz sicher ist wohl, dass während des kräftigen Alters ein beständiger Ersatz für die vielen ausfallenden Haare gegeben wird, ja es scheint selbst in einzelnen Fällen ein regelrechter Haarwechsel vorzukommen, indem Leeuwenhoek von sich selbst berichtet, dass er alle Frühjahre seine dichte Wollbehaarung verlor und in der kürzesten Zeit wieder bildete (Anatom. et contempl. pag. 35). Ferner darf man vermuthen, dass ein Haarwechsel auch beim Hervorsprossen der zur Pubertätszeit auftretenden Haare vorkomme, so wie wenn nach schweren Krankheiten die Kopfhaare neu sich bilden. Zu Gunsten solcher Annahmen sprechen, wie ich schon in meiner Mikr. Anat. II 1, S. 151 hervorhob, dass auch bei Erwachsenen Haarwurzeln mit kleinen Fortsätzen nach unten vorkommen, deren eigentliches Haar scharf und kolbig endet, ferner dass nicht selten zwei Haare zu einer Oeffnung herauskommen und selbst in Einem Balge beisammen nachzuweisen sind, endlich dass an spontan ausgefallenen Haaren ohne Ausnahme Wurzeln vorkommen, wie sie an den beim ersten Haarwechsel sich loslösenden Haaren sich finden (Haarkolben, Henle). In neuester Zeit haben Unna, Feiertag, Schulin, v. Ebner diesen Thatsachen neue und ganz bestimmte Beweise beigefügt und darf nun wenigstens im Allgemeinen das Vorkommen eines Haarwechsels beim Erwachsenen als sicher nachgewiesen erachtet werden, wenn auch mit Bezug auf Einzelnheiten noch Vieles zu untersuchen ist.

In Betreff der Bildung der Haare bestehen noch manche Controversen.

Die erste Entstehung der Haare anlangend, so behaupten Reissner und Götte (ll. i. cc.), dass die erste Anlage derselben eine Erhöhung der Haut darstelle, die von der Anlage der Haarpapille herrühre, während Remak und ich eine Wucherung des *Rete Malpighii* in die Tiefe als das Primäre bezeichnen. Neuere fremde und eigene Untersuchungen haben nun aber herausgestellt, dass beide Fälle vorkommen. Bei den Säugern entstehen die Tasthaare und gewisse andere Haare am Kopfe (s. Feiertag, l. i. c.) in erster Linie in Gestalt von Höckerchen, wie Reissner und Götte sie beschreiben, wogegen die grosse Mehrzahl der Haare der Säuger und alle Haare des Menschen ohne Erhebungen der Haut einfach als Epidermisfortsätze auftreten. Diese Bildungsweise ist demzufolge als die typische und erstere als die Ausnahme zu bezeichnen.

Mit Bezug auf das erste Auftreten der Haare in den Haaranlagen oder

Haarkeimen ist meine frühere Ansicht, dass die jungen Härchen gleich in erheblicher Länge entstehen, besonders durch eigene Untersuchungen der Haare des Bastes am sprossenden Geweihe der Cervina erschüttert worden. Die Haarkeime, die hier ohne Bildung von Cutishöckern einfach als Wucherungen des gefärbten *Rete Malpighii* auftreten, sind alle pigmentirt und zeigen das Auffallende, dass ihre centralen Zellen durch die ganze Oberhaut hindurch nach aussen getrieben werden, noch bevor die Haaranlagen selbst in ihnen deutlich sind, so dass den Mündungen der späteren Haarbälge entsprechende Oeffnungen ungemein früh auftreten. Diese eigenthümliche frühe Desquamation der Haarkeime, wie man den Vorgang nennen kann, macht die Annahme einer treibenden Kraft im Grunde derselben nöthig und führte mich zuerst zur Vermuthung, dass Haar und Wurzelscheide ganz klein in dieser Gegend entstehen, welche dann auch, wenigstens für die Haare, durch die Beobachtung sich erhärten liess. Man findet nämlich Haarkeime genug, in denen die pigmentirte Anlage des eigentlichen Haares einen ganz kurzen Kegel bildet, der nur den 4. oder 5. Theil der Gesammtlänge der Haarkeime besitzt und von diesen jüngsten Formen aus ergeben sich alle Stadien bis zu Anlagen, wie ich sie früher als die jüngsten beschrieb. An der inneren Wurzelscheide dagegen, die ihrer Helligkeit halber allerdings für eine solche Untersuchung wenig geeignet ist, habe ich ein solches Heraufwachsen nicht mit derselben Sicherheit nachzuweisen vermocht, doch fand ich auch diese Lage in ihren frühesten Zuständen nicht höher als etwa bis zur Hälfte der Haarkeime reichend und darf somit auch von ihr eine allmälige Entwicklung aus der Tiefe der Haaranlage vermuthet werden.

Eine grosse Verschiedenheit der Ansichten herrscht mit Rücksicht auf den Haarwechsel. Während Langer und ich die Ersatzhaare auf den Papillen der alten Haare entstehen lassen, behaupten Steinlin und Stieda, dass beim Haarwechsel die alten Papillen zu Grunde gehen und der vom alten Haarbalge aus gebildete Epidermiszapfen oder die Haaranlage eine neue Papille erhalte. Von neueren Beobachtern schliesst sich Feiertag an Stieda an, und Unna spricht sich dahin aus, dass beide Fälle vorkommen. v. Ebner dagegen lässt die neuen Haare auf den alten Papillen sich bilden und Schulin beschreibt zwar eine Verkleinerung der alten Papillen, ist aber doch anzunehmen geneigt, dass dieselben, namentlich beim Menschen, nicht vollständig schwinden. Die letztgenannten beiden Forscher machen auch auf eine besondere Umwandlung der Haarbälge von Haaren, welche zur Bildung von Ersatzhaaren sich vorbereiten, aufmerksam, indem in solchen die Papille mit dem alten Haare allmälig heraufrückt und der untere Theil des Haarbalges zu einem Art Stiele zusammensinkt, wie sie Wertheim schon vor längerer Zeit als »Haarstengel« beschrieb. Bildet sich dann in einem solchen Balge wirklich ein Ersatzhaar, so rückt die Papille wieder an ihren früheren Ort, indem unterhalb des Kolbens des alten Haares der typische Epidermiszapfen entsteht und immer weiter in die Tiefe rückt.

Meiner Meinung nach ist, trotz der zahlreichen neueren Untersuchungen auch jetzt noch unsere Kenntniss vom Haarwechsel viel zu mangelhaft, als dass sich ganz bestimmte Schlüsse ableiten liessen und wird man bei ferneren Beobachtungen der Art den typischen Haarwechsel der Thiere und beim Kinde und die mehr zufällige Bildung von Ersatzhaaren beim Erwachsenen wohl aus-

einander zu halten haben. Als feststehend betrachte ich nach älteren und neueren Erfahrungen folgendes:

1. Der Haarwechsel leitet sich ein durch die Bildung eines epidermoidalen Zapfens, der von den Zellen im Grunde des alten Haarbalges ausgeht, die man kurzweg als Zellen der äusseren Wurzelscheide bezeichnen kann. Hierbei erhält sich in vielen Fällen die Papille des alten Haares und glaube ich diess für menschliche und für viele thierischen Haare als sicher bezeichnen zu dürfen, ohne für einmal behaupten zu können, dass diess in allen Fällen geschieht.

2. Die Entstehung des neuen Haares in dem erwähnten epidermoidalen Zapfen geht höchst wahrscheinlich so vor sich, wie bei der ersten Entstehung der Haare.

3. Die alten Haare werden durch die erwähnten epidermoidalen Fortsätze oder die Keime der Ersatzhaare von ihrem Nährboden entfernt, nach oben geschoben und verhornen bis nahe an ihr unterstes Ende, so dass ein nennenswerthes Wachsthum an denselben nicht mehr vorkommt, obschon ihre tiefsten Hornzellen gegen die umgebende äussere Wurzelscheide nicht immer scharf geschieden sind, wie Unna mit Recht angibt. Unna glaubt einer besonderen Verbreiterung des Haarbalges die Bestimmung zuschreiben zu dürfen, diese alten Haare aufzunehmen und längere Zeit hindurch das Fortwachsen derselben zu vermitteln, nennt dieselbe »Haarbeet« und die betreffenden Haare »Beethaare«. Ich bin jedoch mit Schulin und v. Ebner der Ansicht, dass die fragliche Verbreiterung, die beide Autoren einfach als Ansatzstelle der *Arrectores pilorum* bezeichnen (s. d. Abbildung bei Ebner Fig. 17), eine solche Bedeutung nicht hat und bin überhaupt der Meinung, dass Unna den alten, neben Ersatzhaaren vorkommenden Haaren eine Bedeutung beimisst, die sie nicht haben. Dieselben Haare, die Unna »Beethaare« nennt, bezeichnet Götte als »Schalthaare« im Gegensatze zu den Papillenhaaren und lässt dieselben da, wo sie sich finden, selbständig entstehen, eine Aufstellung, die ich noch weniger annehmen kann, als die von Unna. Was endlich die Angaben von v. Ebner und Schulin von dem Heraufrücken der Papillen in gewissen Haarbälgen betrifft, so bezweifle ich deren Richtigkeit nicht, doch haben diese Vorgänge meiner Meinung nach keine fundamentale Bedeutung für den typischen Haarwechsel. Beim Haarwechsel der Kinder findet sich bestimmt nichts der Art und ebenso fehlen solche Vorgänge auch bei Thieren häufig und möchte ich die Frage aufwerfen, ob nicht solche Veränderungen der Haarbälge auftreten, entweder wenn der Haarwechsel erst lange nach dem Aufhören des Wachsthumes des Primärhaares und der Bildung eines Haarkolbens an demselben sich einstellt, oder wenn die Haare überhaupt absterben, ohne Ersatzhaare zu bilden, wie es ja in vielen Fällen geschieht.

Es ist nun noch die Frage zu besprechen, ob in der nachembryonalen Zeit auch Haare selbständig entstehen nach demselben Modus, wie beim Embryo. Götte bejaht diese Frage gestützt auf Untersuchungen beim Menschen, dem Schafe, dem Kaninchen (Augenlid) und einem jungen Schweine von einigen Wochen; Feiertag dagegen und v. Ebner gelang es nicht, bestimmte Thatsachen nach dieser Seite aufzufinden und bestreitet v. Ebner sogar die Beweiskraft der von Götte vorgelegten Thatsachen, indem er die von diesem Forscher abgebildeten Primärhaare für in Regeneration begriffene erklärt. In wie weit diese Kritik auch die neuesten Angaben von Hesse trifft, der in der

Kopfhaut des Erwachsenen jüngste Entwicklungsstadien von primären Haaren beschreibt (Zeitschr. f. Anat. u. Entwickl. II S. 285), darüber müssen fernere Untersuchungen entscheiden und füge ich noch bei, dass ich, ohne specielle Untersuchungen nach dieser Seite gemacht zu haben, doch Eine Stelle bezeichnen kann, wo die Haarbildung bei erwachsenen Geschöpfen nach embryonalem Typus so schön und leicht, wie sonst nirgends, zu sehen ist und zwar in dem schon oben erwähnten Baste des Geweihes von Rehen und Hirschen, welche Stelle auch schon Czermak und Langer bekannt war.

§ 53.

Entwicklung der Drüsen der Haut.

Die Schweissdrüsen erscheinen erst im fünften Monate des Em- Schweissdrüsen.
bryonallebens und zwar in einer solchen Gestalt, dass sie nur mit dem Mikroskope sich entdecken lassen. Ursprünglich sind sie nichts anderes als ganz solide Auswüchse des *Stratum Malpighii* der Oberhaut und gleichen den ersten Anlagen der Haarbälge fast vollkommen, mit der einzigen Ausnahme, dass sie senkrecht stehen und nicht weiss, sondern gelblich durchscheinend sind. Am besten studirt man dieselben auf

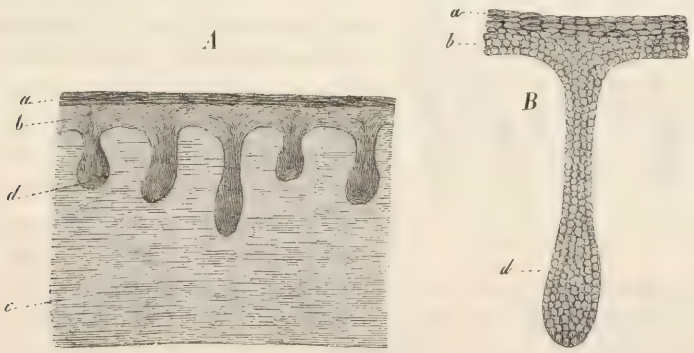


Fig. 478.

senkrechten Durchschnitten der Haut (*Planta pedis* oder *Vola manus*), wobei sich zeigt (Fig. 478 *A B*), dass jeder Auswuchs mit einem dünneren Theile von der unteren Fläche des *Stratum Malpighii* ausgeht, in die Lederhaut eindringt und mit einer kolbenförmigen Anschwellung

Fig. 478. Schweissdrüsenanlagen von einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo. *A* Ein Durchschnitt durch die ganze Haut mit fünf Drüsen, 50mal vergr. *B* Eine einzelne Drüse bei 350maliger Vergrösserung. *a* Hornschicht der Oberhaut; *b* Schleimschicht; *c Corium; d* Drüsenanlage ohne Lumen aus kleinen runden Zellen bestehend.

endet. In den frühesten von mir gesehenen Zuständen massen die Auswüchse in der *Planta pedis* 0,06—0,20 mm Länge, 0,022 mm Breite am Halse, 0,040—0,045 mm am Grunde und erstreckten sich, auch die längsten, nicht bis in die Hälfte der 0,56 mm dicken Cutis hinein. In keinem derselben war eine Spur von Höhlung zu entdecken, vielmehr bestanden alle durch und durch aus runden Zellen, ganz denen gleich, die das *Stratum Malpighii* der Oberhaut zusammensetzen; ausserdem hatte noch jeder Auswuchs eine zarte Hülle, welche denselben ganz umgab und in die Begrenzung der inneren Fläche der Oberhaut sich fortsetzte. Schweissporen waren keine da und ebensowenig zeigte sich auch nur eine Andeutung eines Schweisskanales in der 54—68 μ dicken Oberhaut selbst, so dass mithin, wie es vorhin bemerkt wurde, die ganze Anlage der Drüse aus nichts als aus einem kurzen, flaschen- oder birnförmigen Fortsatze der Oberhaut nach innen bestand.

Die weitere Entwicklung der Schweissdrüsenanlagen ist nun vorerst die, dass dieselben, indem sie immer weiter nach innen sich verlängern, verschiedentlich sich winden und zugleich auch eine Höhlung in sich entwickeln. Im Anfange des sechsten Monates reichen die Drüsen der Sohle und Hand schon bis in die Mitte und zum untersten Viertheile der Cutis (Fig. 479), messen 63—90 μ an ihrem kolbigen Ende, 36—45 μ in dem von demselben aufsteigenden Gange, sind schon leicht geschlängelt und zeigen wenigstens theilweise in ihrem engeren Theile ein Lumen, ohne jedoch in die Oberhaut einzudringen, oder gar sich an der Aussenfläche derselben zu öffnen. Erst im siebenten Monate fand ich, immer an denselben Orten, die ersten Spuren der Schweissporen und Schweisskanäle in der Epidermis, doch noch sehr undeutlich, und die letzteren nur mit einer halben Windung (Fig. 480 *A*); dagegen war der in der Cutis steckende Theil der Drüse nun bedeutender entwickelt, reichte bis in die innersten Theile derselben und war an seinem blinden Ende hakenförmig gekrümmt oder schon etwas gewunden, so dass eine erste Andeutung eines

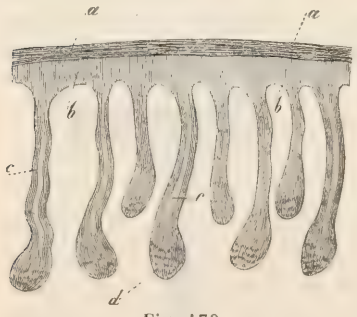


Fig. 479.

Fig. 479. Schweissdrüsenanlagen aus dem sechsten Monate, 50mal vergr. *a* Hornschicht der Oberhaut; *b* Schleimschicht; *d* Drüsenanlage ohne Lumen aus kleinen runden Zellen bestehend. Das Lumen *c* ist bei einigen Drüsen in dem Theile, der zum späteren Schweisskanale sich gestaltet, schon angedeutet.

Drüsenknäuels von ungefähr 90—135 μ entstand. Der aus demselben entspringende Kanal machte meist mehrere stärkere Windungen, zeigte bei einer Dicke von 34, 45—50 μ ein Lumen von 6,8—9 μ, welches manchmal selbst bis in den Endknäuel sich erstreckte und bestand, wie auch der letztere, aus der ursprünglichen, jedoch dickeren, mit der Oberfläche der Cutis zusammenhängenden Haut und einem mehrschichtigen Epithelium blasser, polygonaler oder rundlicher Zellen. In ähnlicher Weise sah ich um diese Zeit auch die Drüsen des übrigen Körpers, über die ich aus früheren Zeiten nichts zu berichten weiss, ja selbst die der Achselhöhle waren durch gar nichts vor den andern ausgezeichnet. Von da an geht die Entwicklung rasch voran, das Drüsenende verlängert sich immer mehr und wickelt sich zusammen (Fig. 480 *B*), so dass bald ein von dem, was der Erwachsene zeigt, kaum verschiedenes Verhalten sich einstellt. Beim Neugeborenen messen die Drüsenknäuel der Ferse 0,13—0,15 mm (bei einem Kinde von vier Monaten an der Ferse 0,13—0,22 mm, in der Hand 0,27 mm, besitzen vielfach verschlungene Kanäle von 34—45 μ und ziehen mit ihren Ausführungsgängen (in der Cutis von 18 μ, im *Rete Malpighii* von 50 μ) schon gewunden durch die Oberhaut.

Fig. 480.

In Betreff der Ohrenschmalzdrüsen verweise ich auf den § 50. Ohrenschmalzdrüsen.

Die erste Bildung der Talgdrüsen fällt in das Ende des vierten und den fünften Monat und steht mit der Entwicklung der Haarbälge im innigsten Zusammenhange, in der Weise, dass dieselben zugleich mit der Entstehung der Haare oder kurze Zeit nach derselben als Auswüchse der Haarbälge auftreten, wesshalb sie auch nicht alle auf einmal, sondern diejenigen der Augenbrauen, der Stirn etc. zuerst, zuletzt die der Ex- Talgdrüsen.

Fig. 480. *A* Schweissdrüsenanlagen aus dem siebenten Monate, 50mal vergr. Die Buchstaben *a*, *b*, *c*, *d* wie bei Fig. 479. Das Lumen ist durchweg vorhanden, nur reicht es nicht ganz bis ans Ende des dickeren Theiles der Drüsenanlagen, die zum Drüsenknäuel sich gestalten. Fortsetzungen der Kanäle in die Oberhaut hinein und Schweissporen *f* sind da. *B* Ein Knäuel einer Schweissdrüse aus dem achten Monate.

tremitäten erscheinen. Die genaueren Verhältnisse sind folgende: Wenn die Haarbalganlagen sich schon bedeutend entwickelt haben und die erste Andeutung der Haare in ihnen sichtbar ist (Fig. 475 *A B*), sieht man an der äusseren Fläche der Haarbälge kleine, nicht scharf begrenzte, warzenförmige Auswüchse (*n n*) sich erheben, die aus einer durchaus soliden, mit der äusseren Wurzelscheide unmittelbar zusammenhängenden Zellenmasse und einer zarten, mit der der Haarbälge sich fortsetzenden

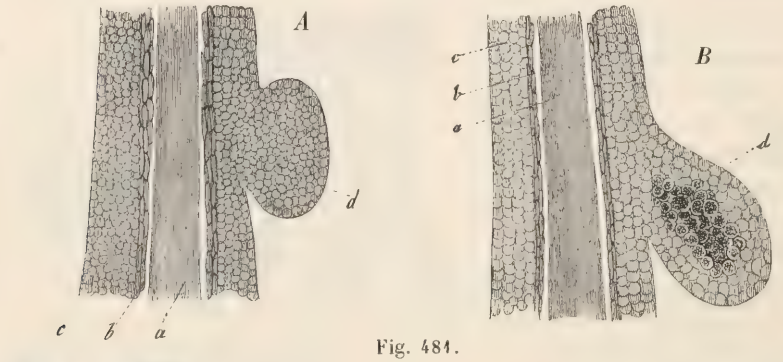


Fig. 481.

Hülle bestehen. Diese Auswüchse der äusseren Wurzelscheide der Haarbälge (Fig. 481 *A*), wie man sie passend nennen kann, anfänglich von 45—68 μ Durchmesser und 22—36 μ Dicke, nehmen nun, entsprechend der Vergrösserung der Haarbälge, ebenfalls zu, werden kugelförmig und endlich, indem sie noch mehr sich ausziehen und zugleich schief nach dem Grunde der Bälge zu neigen, birn- und flaschenförmig (Fig. 481 *B*). Zugleich treten in ihrem Innern Veränderungen ein. Ihre Zellen nämlich, die anfangs alle vollkommen denselben

Fig. 481. Zur Entwicklung der Talgdrüsen des Menschen. In allen drei Figuren sind die Theile der Haare und ihrer Wurzelscheiden, an denen die Talgdrüsen sich entwickeln, von einem 6monatlichen Fötus bei ungefähr 250maliger Vergrösserung dargestellt. *a* Haar; *b* innere Wurzelscheide, hier mehr der Hornschicht der Oberhaut gleich; *c* äussere Wurzelscheide; *d* Talgdrüsenanlagen. *A* Drüsenanlage warzenförmig und ganz aus denselben Zellen gebildet wie die äussere Wurzelscheide. *B* Anlage flaschenförmig, mit Fettbildung in den centralen Zellen. *C* Anlage noch grösser, Fettbildung auch in ihrem Halse und Ausstossung der fetthaltigen Zellen in den Haarbalg, hiermit Drüsenhöhle und Secretion gegeben.

blassen Inhalt führen, wie die der äusseren Wurzelscheide, scheiden sich dadurch, dass die einen Fetttröpfchen in sich bilden, die andern nicht, nach und nach in zwei Gruppen, innere und äussere. So entstehen Gebilde, wie sie die Fig. 481 *B* darstellt, die im Innern eine Ansammlung fetthaltiger Zellen, äusserlich blasse Zellen enthalten, jedoch in durchaus keiner Verbindung mit der Höhlung des Haarbalges stehen. Nun schreitet die Fettbildung, die im Grunde der birnförmigen Auswüchse begann, auch auf den Stiel derselben fort, geht in der Axe desselben bis zur äussern Wurzelscheide, ergreift auch diese an der Stelle, wo ihr Fortsatz ansitzt, bis am Ende die Fettzellen bis an den Kanal des Haarbalges reichen (Fig. 481 *C*). Jetzt ist die Drüse und ihr Inhalt da und es braucht nun nur noch eine Vermehrung der Zellen im Grunde der Drüse oder dem Drüsenbläschen zu beginnen, um die im Drüsengange befindlichen Talgzellen in den Haarbalg einzutreiben und die Secretion vollständig in Gang zu setzen.

Dies sind die Hauptpuncte, die ich in Betreff der ersten Bildung der Talgdrüsen mitzutheilen habe. Es geht daraus hervor, dass zwischen den Talgdrüsen und Schweissdrüsen in vielen Beziehungen eine grosse Aehnlichkeit besteht. Beide bilden sich aus dem *Stratum Malpighii* der Oberhaut, diese direct, jene mehr indirect von dem der Haarbälge aus, wobei jedoch zu bemerken ist, dass höchst wahrscheinlich die freien Talgdrüsen der Nymphen etc., über deren Entwicklung ich nur so viel weiss, dass sie bei Neugeborenen noch nicht vorhanden sind, gerade wie die Schweissdrüsen, unmittelbar von der Oberhaut aus hervorsprossen. Beide bestehen anfänglich aus dichten Zellenmassen, ganz gleich denen der tiefen Lage der Epidermis, aus der sie zweifelsohne durch Wucherung ihrer Zellen sich hervorbilden. Hier wie dort entstehen erst nachträglich die Oeffnungen nach aussen, und bei den Talgdrüsen sieht man noch überdem, dass das erste Secret nichts anderes ist, als die umgewandelten inneren Zellen der Drüsenanlagen, und die Drüsenhöhlung der Raum, den diese Zellen einnehmen, der aber niemals frei wird, sondern beständig von nachrückenden, nun nach innen (statt wie bei der ersten Anlage nach aussen) wuchernden Zellen erfüllt wird. Mit dieser, wie ich glaube, nun klar daliegenden Bildungsgeschiche der Talgdrüsen stimmt, wie das Spätere lehren wird, die vieler anderen Drüsen, namentlich auch der ebenfalls in der Haut sich entwickelnden Milchdrüsen überein.

Noch sind einige mehr untergeordnete Punkte zu berühren. Die bisher geschilderte Entwicklung der Talgdrüsen geht ziemlich rasch vor sich. Bei Embryonen von $4^1/_2$ Monaten sieht man die ersten Anlagen der Talgdrüsen an Stirn und Brauen, jedoch noch ohne Fettzellen. Im fünf-

ten Monate bilden sich die Drüsenanlagen auch am übrigen Körper und sind am Ende desselben fast überall vorhanden, doch sehr verschieden entwickelt, je nach dem Stande der Haare und Haarbälge selbst, wie diess schon Eschricht andeutet. Im Allgemeinen lässt sich angeben, dass, so lange die Haare nicht durchgebrochen sind, die Drüsenanlagen warzenförmig sind, kaum mehr als 67 μ messen und meist ganz blasse Zellen enthalten. Sind die Haare heraus, so findet man grössere birnförmige Anlagen mit einem Ende von 54 – 112 μ, zum Theil noch mit blassen, zum Theil mit fetthaltigen Zellen und nun brechen die Zellen auch bald in den Haarbalg durch. Im fünften Monate hat demnach an vielen Orten die Secretion schon begonnen und im sechsten ist dieselbe überall im Gange. Zugleich ist aber zu bemerken, dass neben den anfänglichen Drüsen, die entweder zu einer oder zweien an Einem Balge vorkommen, im sechsten Monate neue Anlagen hervorkommen, die meist tiefer sitzen und nach und nach in Verfolgung des oben angegebenen Ganges bald zu secernirenden Drüsen sich gestalten. Die fetthaltigen Zellen der eben erst entstandenen Drüsen enthalten ohne Ausnahme viele Fettkörner, nie einen einzigen grossen Tropfen; auch Kerne kommen in ihnen, wie in den blassen Zellen, die sie umschliessen, vor.

Ueber die spätere Entwicklung der Talgdrüsen kann ich folgendes mittheilen. Die anfangs einfach schlauchförmigen Drüsen, die nur aus einem Ausführungsgange und Einem Drüsenbläschen bestehen, wandeln sich dadurch, dass sie Sprossen treiben, die sich wieder zu Drüsenbläschen ausziehen, zuerst in einfache Träubchen um. Diese Sprossen gehen immer von den blassen, nicht fetthaltigen Zellen der ersten Drüsenbläschen aus, haben ebenfalls einen Ueberzug der Bindehülle der Drüse und machen, jede für sich, dieselben Metamorphosen durch, die bei den primitiven Drüsen so eben beschrieben wurden. Anfangs nämlich durch und durch aus ganz gleichmässigen blassen Zellen gebildet und warzenförmig, gehen sie bald ins flaschenförmige über, füllen sich in ihren centralen Zellen mit Fett und setzen sich endlich, nachdem auch in ihrem Halse fetthaltige Zellen sich entwickelt haben, mit denen des Drüsenbläschens, an dem sie sitzen, in Verbindung, womit dann der Anfang zu einer traubigen Drüse gegeben ist. Durch wiederholte Sprossenbildung von den primitiven oder secundären Drüsenbläschen aus bilden sich dann grössere Träubchen und aus diesen endlich die zusammengesetztesten, die nur vorkommen. Die sogenannten Drüsenrosetten gehen sehr oft aus einer einzigen Drüsenanlage hervor, die mächtig wuchernd den Haarbalg von allen Seiten umfasst, andere Male aber auch aus zwei und noch mehr ursprünglichen Fortsätzen der äusseren Wurzelscheide. Was die Zeit betrifft, in der diese letzteren Veränderungen der Drüsen

vor sich gehen, so finde ich, dass beim siebenmonatlichen Fötus noch die meisten Drüsen einfache gestielte Schläuche von 90—135 μ Länge und 45—68 μ Breite sind, die zu einem oder zweien an den Haarbälgen sitzen, so an der Brust, dem Vorderarme, Oberschenkel, Rücken, der Schläfe und dem Scheitel, nur am Ohre stehen vier bis fünf Drüsen der einfachsten Art um einen Balg herum, die Rosetten von nicht mehr als 135 μ Durchmesser bilden und an der Nase zeigen sich einfache Träubchen von höchstens 0,22 mm. Beim Neugebornen finden sich an allen vorhin angegebenen Orten statt der einfachen Schläuche einfache Träubchen, je eines oder seltener zwei an einem Balge von 0,22—0,27 mm Länge und nur 0,09—0,13 mm Breite; nur an der Brust sind die Drüschen rosettenartig, ebenso an Ohr, Schläfe, Nase, Brustwarze, den *Labia majora* und dem *Scrotum*, wo dieselben 0,22 mm, an den letzten vier Orten selbst bis 0,9 mm und darüber messen. Ueber die späteren Zeiten habe ich keine Beobachtungen, doch ist aus den früher angegebenen Zahlen leicht ersichtlich, dass die meisten Drüsen, und zwar viele sehr bedeutend, auch noch nach der Geburt an Grösse zunehmen; auch ist so viel sicher, dass gewisse Drüsen erst nach der Geburt entstehen, so z. B. die der *Labia minora*.

Mit Bezug auf die Thätigkeit der Talgdrüsen beim Fötus und ihren Antheil an der Bildung der *Vernix caseosa* verweise ich auf Seite 771.

In derselben Weise, wie die Schweissdrüsen, bilden sich nach den Milchdrüsen.
Untersuchungen, welche ich selbst (Mittheil. d. Zürcher naturf. Gesellschaft 1850 No. 41 p. 23 und Mikr. Anat. II, 2 S. 473) und Langer (No. 139) schon vor Jahren angestellt und die vor kurzem M. Huss (No. 118) bestätigt hat, auch die Milchdrüsen, doch ist immerhin auffallend, dass die einzelnen Drüsen, welche das entwickelte Organ zusammensetzen, nicht von Anfang an als getrennte Bildungen entstehen, vielmehr anfänglich in der Gestalt eines einzigen warzenförmigen Fortsatzes des *Rete Malpighii* der Epidermis (Drüsenfeld, Huss) auftreten, der später aus seiner tiefen Fläche ebenso viele Sprossen treibt, als selbständige Drüsen in dem Gesammtorgane vorhanden sind, worauf dann die einfache primitive Drüsenanlage in ebenso viele Gänge und die zwischen denselben gelegene Epidermis zerfällt (Fig. 482).

In Betreff der Zeit und der Schnelligkeit der Entwicklung scheinen nach den vorliegenden Angaben männliche und weibliche Embryonen etwas verschieden sich zu verhalten. Während ich bei einem 5monatlichen männlichen Embryo die Drüsenanlage als einfache Warze von 0,44 mm fand (Fig. 482 1), traf Huss bei einem weiblichen Embryo des 3. Monates und 4 cm Körperlänge bereits eine Drüsenanlage von 0,5 mm im Durchmesser (l. c. Taf. XII. XIII. Fig. 1), die allerdings

noch sehr wenig nach der Cutis zu vorsprang. Im 5. Monate sah Huss bei weiblichen Embryonen von 10 cm Länge die Drüsenanlage 0,5 mm breit und etwa 0,7 mm tief in die Cutis hineinragend (Taf. XII Fig. 2), und bei solchen von $5^1/_2$ Monaten beobachtete ich an einer kleineren Drüsenanlage schon 6 warzenförmige kleine Knospen. Bei einem 6monatlichen weiblichen Embryo war der ganze unpaare Drüsenkörper 0,54 mm breit und 0,18—0,27 mm tief und zerfiel nach innen in eine gewisse Zahl warzenförmiger Auswüchse von 0,22 mm, wogegen ein 7monatlicher weiblicher Embryo sich eher an den von $5^1/_2$ Monaten anschloss, indem der Drüsenkörper zwar zahlreichere und längere Fortsätze besass, aber nur 0,40 mm Länge auf 0,31 mm Breite zeigte (Fig. 482 2). Die Fortsätze, 14 an der Zahl, waren die einen birnförmig, die anderen keulenförmig oder wie gestielte Säckchen von 0,11—0,29 mm Länge und 0,09—0,11 mm Breite. Die ganze, von einer Faserhülle umgebene Drüsenmasse bestand durch und durch aus kleinen Zellen, hing immer noch mit der Schleimschicht unmittelbar zusammen und zeigte nichts von Höhlungen und Mündungen nach aussen. Langer, der des Geschlechtes der Embryonen keine Erwähnung thut, sah bei 4- und 5monatlichen Embryonen von 7,5 und 10,0 cm nur eine einfache linsenförmige Drüsenanlage unter der von einem kleinen Grübchen eingenommenen Mitte des Warzenhofes. Erst später, und zwar zur Zeit der ersten Haarbildung fanden sich bereits Milchgänge, wie Langer die Sprossen der Drüsenanlage heisst, und zwar in verschiedenen Entwicklungsstadien von dem centralen Grübchen ausstrahlend, die einen kürzer und kolbig, die andern länger und am Ende mit zwei bis drei Ausbuchtungen. Huss endlich sah die ersten, 0,12 mm langen, 0,09 mm breiten Knospen der Drüsenanlage bei weiblichen Embryonen von 14,2 cm ($5^1/_2$—6. Monate) an Drüsenanlagen von 0,33 mm Länge und 0,43 mm Breite. Bei einem Embryo von 18 cm mass der Drüsenkörper 0,45 mm in der Länge und 0,42 mm in der Breite und die einfachen Drüsenknospen 0,9 und

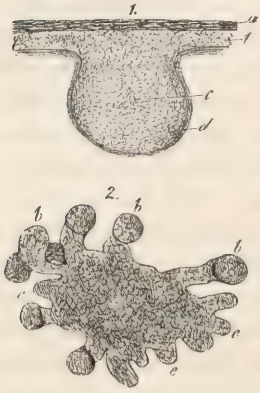


Fig. 482.

Fig. 482. Zur Entwicklung der Milchdrüse. 1. Milchdrüsenanlage eines fünfmonatlichen männlichen Embryo. *a* Hornschicht; *b* Schleimhaut der Oberhaut; *c* Fortsatz der letzteren oder Anlage der Drüse; *d* Faserhülle um denselben. 2. Milchdrüse eines siebenmonatlichen weiblichen Fötus von oben. *a* Centralmasse der Drüse mit grösseren (*b*) und kleineren (*c*) soliden Auswüchsen, den Anlagen der grossen Drüsenlappen.

0,075 mm in der Länge und Breite. Erst bei weiblichen Embryonen von 29 cm fand Huss die primitiven Sprossen oder die Anlagen der einzelnen Milchdrüsen an den Enden mit Nebenknospen besetzt (Taf. XIII, Fig. 4), so dass erstere nun schon mehr wie Ausführungsgänge erschienen.

Zur Zeit der Geburt misst die Milchdrüse 3,3—9 mm und zeigt verschiedene Grade der Entwicklung. Eine einfachere Form hat Langer in der hier wiedergegebenen Figur dargestellt, die keiner weiteren Erklärung bedarf. Ich fand die Drüse um diese Zeit nicht selten verwickelter als Langer sie schildert, und neben einfacheren Anlagen der einzelnen Milchdrüsen auch ein- oder zweimal gabelig getheilte Gänge, von denen jeder Ast mit 2—5 Endknospen besetzt war. In dieser Zeit findet man auch, wie ich gezeigt habe (Mikr. Anat.), bereits Oeffnungen im Warzenhofe und auch Lumina in den Drüsengängen, dagegen sind die kolbigen Drüsenenden ganz solid und nur aus rundlichen Zellen gebildet. Die Gänge besitzen ferner jetzt schon ein Cylinderepithel und enthalten bei Kindern von einigen Tagen und noch älteren ein milchähnliches Fluidum, dessen Bildung mit der Entwicklung der Drüse zusammenhängt (Mikr. Anat. II 2 S. 477). Ebenso wie ich schildert auch Huss die Drüse der Neugeborenen und hat derselbe namentlich zuerst genau nachgewiesen, wie der primitive Drüsenkörper oder das Drüsenfeld nach und nach verschwindet (Taf. XVI, Fig. 5—7). Auch meldet derselbe, dass schon bei Neugeborenen die Hornschicht der Cutis sich etwas in die ampullenartig erweiterten Enden der Ausführungsgänge einsenkt.

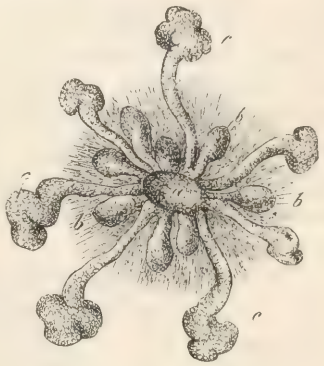


Fig. 483.

Die Bildung der Brustwarze, die in die nachembryonale Zeit fällt, ist von Huss einer sorgfältigen Untersuchung unterzogen worden und hat derselbe gefunden, dass die Warze des Menschen und die Zitze der Wiederkäuer nicht in derselben Weise sich entwickeln. Die erstere bildet sich durch eine langsame Erhebung der Gegend der ersten Drüsenanlage, an welcher auch die umgebenden Hautlagen sich betheiligen, wogegen die Zitzen aus den wallartig sich erhebenden Umgebungen Brustwarze.

Fig. 483. Milchdrüsenanlage eines Neugeborenen. *a* Centralmasse der Drüse, um welche sich kleinere (*b*, und grössere Knospen finden, letztere mit noch solidem kolbenförmigen Ende *c*. — Nach Langer.

der Drüsenanlage entstehen, die endlich zu einem cylindrischen Körper sich gestalten, der im Innern einen Kanal enthält, in dessen Grunde erst die Mündungen der Milchgänge sich finden. Beim Menschen ist übrigens das Stadium, das bei den Wiederkäuern weiter ausgebildet sich erhält, vorübergehend auch angedeutet, indem bei Embryonen in einer gewissen Zeit die Drüsenanlage im Grunde einer Vertiefung sich findet, die von der wallartig erhobenen benachbarten Haut umgeben wird (Huss, Taf. XIII Figg. 4, 5, 6). — Wie diese von Huss ermittelten Thatsachen, das Vorkommen von zwei Typen bei der Bildung der Milchdrüsenpapillen, bei Vergleichung der bei verschiedenen Säugethierabtheilungen vorkommenden Verhältnisse eine allgemeine Bedeutung gewinnen, hat dann später Gegenbaur in einer vortrefflichen Arbeit gezeigt (Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugethiere in Jenaische Zeitschrift Bd. VII 1873 S. 204), auf welche hiermit verwiesen wird.

In Betreff der nachembryonalen Entwicklung der Milchdrüse verweise ich auf die Untersuchungen von Langer und meine Mikroskop. Anatomie.

Literatur der Haut.

Ausser den früher citirten Arbeiten von Huss (118) und Langer (139) vergleiche man:

v. Ebner, V., in Mitth. d. Ver. der Aerzte in Steiermark 1875/76. — Derselbe, Mikr. Stud. über Wachsthum u. Wechsel der Haare in Wien. Ber. 1876. — Feiertag, Is., Ueber die Bildung der Haare. Dorp. 1875. — Götte, in Arch. f mikr. Anat. IV, S. 273. — Heynold, H., in Virch. Arch. Bd. 65. — Kerbert, C., im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. — Langer, Ueber den Haarwechsel bei Thieren und Menschen in Denkschr. d. Wiener Akad. Bd. I 1850. — L. Löwe, im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV, S. 41. — Redtel in Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 23, S. 278. — Reissner, Beitr. z. Kenntn. der Haare d. Menschen u. d. Säuger. Breslau 1854. — Schulin, K., Beitr. z. Histol. d. Haare in Zeitschr. f. Anat. u. Entwickl. Bd. II, S. 375. — Stieda in Müll. Arch. 1867, S. 517. — Unna, P., Z. Histol. u. Entwickl. d. Oberhaut in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII 1876. — Welcker, Ueber d. Haare b. Bradypus. Halle 1864. — Wertheim, Der Bau des Haarbalges, Wien. Sitzungsber. Bd. 50, 1864.

V. Entwicklung des Muskelsystems.

§ 54.

Die Entwicklung des Muskelsystems, lange Zeit vernachlässigt, fängt in neuerer Zeit an, grössere Aufmerksamkeit auf sich zu lenken, doch sind wir immer noch weit entfernt, eine volle Einsicht in die wichtigsten, auf dieselbe sich beziehenden Vorgänge zu besitzen.

Primitivorgane des Muskelsystems.

Geht man auf die allererste Entwicklung der Muskeln ein, so ergibt sich die wichtige Thatsache, dass schon in früher Zeit bei den Embryonen aller Wirbelthiere besondere Primitivorgane sich bilden, aus denen ein

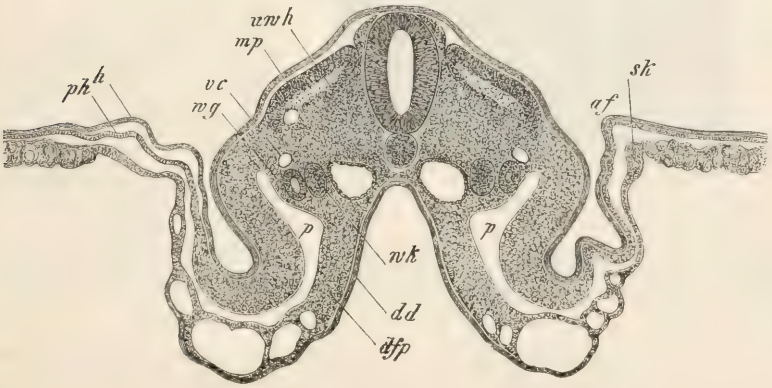


Fig. 484.

Muskelplatten.

grosser Theil des Muskelsystems hervorgeht. Es sind diess die früher schon mehrfach besprochenen Muskelplatten oder Rückentafeln von Remak, welche bei Vögeln und Säugethieren aus dem dorsalen Theile der Urwirbel sich hervorbilden. Diese Muskelplatten stellen bei den Vögeln anfangs einfache Blätter dar, werden dann aber später, allem Anscheine nach durch Wucherungen und Umbiegungen vom dorsalen und ventralen

Fig. 484. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Hühnerembryo vom 3. Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40mal. *af* Amnionfalte; *sk* Seitenkappe; *mp* Muskelplatte; *vc Vena cardinalis; wg* Wolff'scher Gang; *wk* Wolff'sche Drüse; *p* Peritonealhöhle; *h* Hornblatt; *ph* Hautplatte; *dd* Darmdrüsenblatt; *dfp* Darmfaserplatte; *uwh* Rest der Urwirbelhöhle.

Rande aus doppelt (Fig. 485 *am*, *im*) und wandeln sich dann in erster Linie mit ihrer tieferen Lage in longitudinal verlaufende Muskelfasern um, welche ebenso wie die Wirbel viele Segmente darstellen und in der auffälligsten Weise an die Muskelsegmente der niedersten Wirbelthiere erinnern. Embryonen des Hühnchens und von Säugern besitzen lange Zeit nur diese fischähnlichen Muskeln, dann aber entwickeln sich an der Aussenseite derselben Schicht um Schicht neue Muskellagen, wie hat noch Niemand verfolgt. Ich vermuthe, dass die oberflächliche Lage *am* der Muskelplatte, die zur Zeit, wo die ersten segmentirten vertebralen Muskeln auftreten, noch aus mehr indifferenten Zellen besteht, durch Wucherung dieser Elemente und morphologische Differenzirungen neue Muskeln erzeugt, bis die typischen Gestaltungen alle vorhanden sind, doch wird man, so lange als nicht genauere Untersuchungen vorliegen, auch die Frage zu berücksichtigen haben, ob nicht auch die innere Muskelplatte an diesen Vorgängen sich betheiligt.

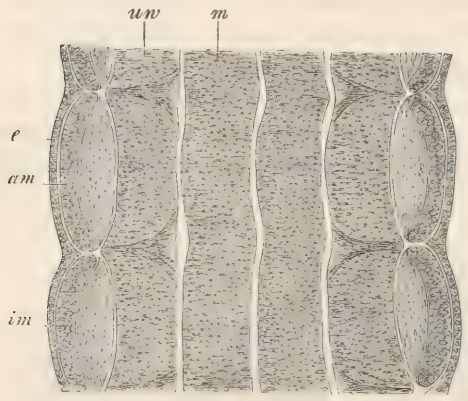


Fig. 485.

Mit Rücksicht auf die Muskeln, die bei den höheren Wirbelthieren aus den Muskelplatten hervorgehen, unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass dieselben alle dorsalen vertebralen Muskeln, d. h. alle Rückenmuskeln, mit Ausnahme der Extremitäten-Muskeln (*Cucullaris*, *Latissimus*, *Rhomboideus*, *Levator scapulae*) aber vielleicht mit Inbegriff gewisser visceraler Muskeln, wie der *Levatores costarum*, liefern. Ferner erzeugen die Muskelplatten aber auch, indem sie mit den Rippenanlagen und ventralen Aesten der Nerven in die seitliche und vordere Leibeswand hineinwachsen (s. S. 220 und Fig. 147), die viscerale Muskulatur von Hals, Brust und Bauch und die ventralen äusseren vertebralen Muskeln, wo solche, wie am Schwanze vieler Thiere, sich finden. Die hierher gehöri-

Fig. 485. Frontaler Längsschnitt durch den Rücken eines Hühnerembryo vom 3. Tage, 78mal vergr. *e* Ectoderma; *am* äussere Lage der Muskelplatte; *im* innere längsfaserige Schicht derselben; *uw* eigentlicher Urwirbel; *m* Medullarrohr.

gen Muskeln sind 1) alle oberflächlichen Halsmuskeln mit Ausnahme des Platysma, 2) alle visceralen Muskeln der Brust (*Scaleni*, *Serrati postici*, *Intercostales*, *Triangularis sterni*, *Infracostales*, *Diaphragma*), 3) alle Bauchmuskeln mit Inbegriff des *Quadratus lumborum*, 4) bei Thieren mit unteren Bogen an der Schwanzwirbelsäule die ventralen Schwanzmuskeln.

Wenn man erwägt, wie viele Muskeln nachweisbar aus den Muskelplatten der Urwirbel hervorgehen, so liegt es nahe, die Frage aufzuwerfen, ob nicht das gesammte Muskelsystem, mit einziger Ausnahme vielleicht der Hautmuskeln und gewisser Eingeweidemuskeln, aus denselben oder ihnen gleichwerthigen Primitivorganen hervorgehe. In der That haben auch, wie wir oben schon sahen (S. 490), Kleinenberg und Balfour nachzuweisen versucht, dass die Extremitätenmuskeln von den Muskelplatten der Urwirbel abstammen und was die Kopfmuskeln anlangt, so kann daran erinnert werden (s. S. 458), dass Götte bei Bombinator und Balfour bei Elasmobranchiern auch am Kopfe urwirbelartige Segmente beschreiben, aus denen, wie Balfour bestimmt hervorhebt, die Kopfmuskeln hervorgehen.

Meine Stellung zu dieser wichtigen Frage ist folgende.

Was die Extremitätenmuskeln anlangt, so habe ich schon oben (S. 491) mich dahin ausgesprochen, dass auf keinen Fall die Muskelplatten als solche in die Extremitätenanlagen hineinwachsen und dass die Annahme einer selbständigen Entstehung der Gliedermuskeln vorläufig wohl ebenso gerechtfertigt sei, wie die andere Annahme. In Betreff der Kopfmuskeln verdienen die Angaben von Götte und Balfour vom Standpunkte der Stammesgeschichte aus sicherlich alle Beachtung, wollte man aber aus denselben den Schluss ableiten, dass bei den höheren Wirbelthieren muskulöse Primitivorgane am Kopfe sich finden, so müsste derselbe nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse als unberechtigt erscheinen. Ich habe beim Kaninchen und anderen Säugern die Entwicklung der Kopfmuskeln an den Augen- und Kaumuskeln, den Muskeln des Gesichtes und der Zunge, an den inneren Ohrmuskeln fast Schritt für Schritt verfolgt und nirgends eine Spur von Primitivorganen derselben gefunden, sondern überall die Wahrnehmung gemacht, dass diese Organe in loco aus dem mittleren Keimblatte allmälig sich hervorbilden. Aus diesem Grunde ist es auch kein Leichtes, diese Muskeln auf diejenigen des übrigen Rumpfes zurückzuführen; immerhin lassen sich, in Berücksichtigung der Körperregionen und der Skeletttheile, an denen die betreffenden Muskeln entstehen, auch am Kopfe viscerale Muskeln (Kaumuskeln, Zungenmuskeln, Zungenbeinmuskeln z. Th., innere Ohrmus-

keln) unterscheiden, wogegen es vorläufig unentschieden bleiben muss, wohin die Schädeldach-, Gesichts-, Ohr- und Augenmuskeln zählen.

Auch am Rumpfe fehlen übrigens Muskeln nicht, die mit der embryonalen Muskelplatte in keiner Verbindung stehen und auch sonst keine Primitivorgane als Vorläufer besitzen. Als solche mache ich namhaft einmal die Hautmuskeln und zweitens die sogenannten vorderen vertebralen Muskeln (*Longissimus colli*, *Recti antici*), die ich schon in der ersten Auflage als eine besondere Muskelgruppe bezeichnete. Zu diesen Muskeln kommen nun noch zahlreiche andere, die an den Eingeweiden (Pharynx, Oesophagus, Rectum, Larynx, Sexual- und Harnorgane) und am Gefässsysteme (Herz, grosse Venen) sich finden und ergibt sich somit, auch wenn man von der glatten Muskulatur ganz absieht, dass die Fähigkeit zur Erzeugung von quergestreiften Muskeln im mittleren Keimblatte weit verbreitet ist und wenn auch vor allem den Urwirbeln und Urwirbelplatten zukommend, doch auch den Hautplatten und selbst der Darmfaserplatte nicht fehlt.

Erwägt man alle hier besprochenen Verhältnisse, so scheint vom Standpunkte der Entwicklungsgeschichte folgende Eintheilung der Muskeln als die naturgemässeste sich zu ergeben.

I. Stammmuskeln oder Muskeln, die aus den Urwirbeln oder, wie am Kopfe, aus den Urwirbelplatten oder mit anderen Worten aus der Stammzone des Embryo hervorgehen, und z. Th. Primitivorgane, die embryonalen Muskelplatten als Vorläufer haben. Dieselben zerfallen:

1) in dorsale Stammmuskeln
   a. des Rumpfes (dorsale vertebrale Muskeln, *Levatores costarum* [?]),
   b. des Kopfes (fehlen),
2) in ventrale Stammmuskeln
   a. des Rumpfes (oberflächliche Halsmuskeln, viscerale Thoraxmuskeln, Bauchmuskeln, Diaphragma, ventrale Schwanzmuskeln),
   b. des Kopfes (Kaumuskeln, innere Ohrmuskeln, Zungenmuskeln, Zungenbeinmuskeln z. Th.).

Vielleicht zählen auch die vorderen vertebralen Muskeln in dieser Abtheilung 2 zu a. Wo nicht, so wäre für dieselben, die sicher aus der Stammzone der Embryonalanlage hervorgehen, eine besondere 3. Abtheilung zu bilden.

II. Parietalmuskeln oder Muskeln, die aus der Parietalzone der Embryonalanlage sich bilden. Ich theile dieselben folgendermassen ein:

A. Muskeln, die aus der Hautplatte entstehen.

Hierher gehören:

1) Die Extremitätengürtel- und Extremitätenmuskeln.

2) Die Hautmuskeln (*Platysma*, Gesichtsmuskeln, *Epicranius*, äussere Ohrmuskeln, Augenmuskeln ?).

3) Die Muskeln am Beckenausgange (*Ischiocavernosus*, *Transversi perinaei*, *Levator ani*).

B. Muskeln, die aus der Darmfaserplatte sich bilden.

Hierher zählen alle Muskeln an Eingeweiden und die des Gefässsystems.

Mit diesen allgemeinen Betrachtungen ist die Lehre von der Entwicklung der Muskeln noch lange nicht erschöpft und hätte denselben nun eigentlich noch eine specielle Entwicklungsgeschichte der Muskeln sich anzureihen. Da jedoch diese Seite der Frage noch kaum in Angriff genommen wurde, so beschränke ich mich darauf, einige besondere Gesichtspuncte hervorzuheben, die bei weiteren Forschungen der Art besondere Beachtung verdienen.

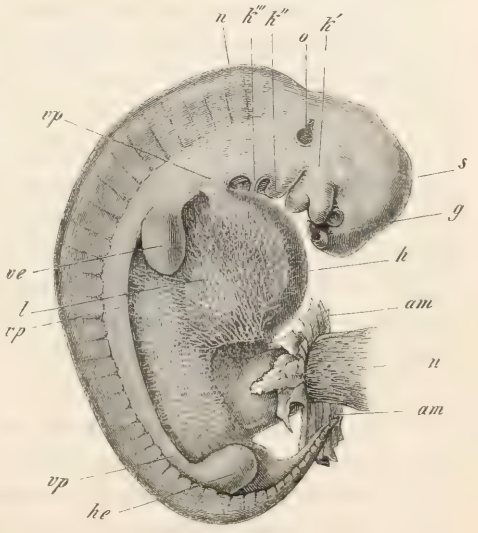


Fig. 486.

1) Manche Muskeln zeigen bei ihrer Weiterbildung Lageveränderungen. Längst bekannt sind solche an den hinteren vertebralen Muskeln, die, so lange als die Wirbelbogen nicht vereint sind, weit von der Mittellinie abstehen (Fig. 144) und beim Menschen dieselbe

Fig. 486. Embryo eines Rindes, 5mal vergr. *g* Geruchsgrübchen; *k′* erster Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatze; vor dem ersteren das Auge; *k″ k‴* zweiter und dritter Kiemenbogen. Zwischen den drei Kiemenbogen zwei Kiemenspalten sichtbar, während der Mund zwischen den zwei Fortsätzen des ersten Bogens liegt. *s* Scheitelhöcker; *n* Nackenhöcker; *o* durchschimmerndes Gehörbläschen mit einem oberen Anhange (*Recessus vestibuli*); *vp* Visceralplatten oder Bauchplatten; *ve* vordere Extremität; *he* hintere Extremität; *l* Lebergegend; *am* Reste des Amnion; *h* (irrthümlich *n*) Nabelstrang. Die Bauchwand dieses Embryo besteht noch grösstentheils aus der ursprünglichen Bauchhaut (*Membrana reuniens inferior*), in welcher zierliche Gefässramificationen sich finden.

erst im dritten und zum Theil selbst im vierten Monate erreichen. Ebenso liegen auch die visceralen Brust- und Bauchmuskeln anfänglich ganz seitlich, wovon man an jungen Säugethierembryonen und auch beim Menschen leicht sich überzeugt. So sind bei dem Embryo der Fig. 485 diese Muskeln noch nicht weiter entwickelt als die Visceral- oder Bauchplatte *vp* reicht und besteht die Brust und Bauchwand in ihrer grössern Ausdehnung nur aus der häutigen *Membrana reuniens inferior*. So wie dann aber die Rippen und die Bauchplatten überhaupt weiter in die primitive Bauchwand hineinwachsen, bilden sich auch die Intercostales und Bauchmuskeln weiter nach der ventralen Mittellinie zu aus, und nähern sich die *Recti* derselben immer mehr, bis sie dieselbe ganz erreichen, was jedoch bekanntlich erst sehr spät geschieht, weshalb die *Linea alba* auch bei reifen Embryonen noch ungemein breit ist. Aehnliche Verschiebungen müssen auch beim *Diaphragma* vorkommen, wenn dasselbe, wie mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf, aus zwei Hälften sich bildet, die sich entwickeln, bevor das Brustbein entstanden, oder mit anderen Worten die Brust geschlossen ist.

Auf interessante Lageveränderungen an Muskeln, von denen so etwas nicht zu erwarten war, hat in neuester Zeit in einer trefflichen Arbeit Dr. G. Ruge aufmerksam gemacht, nämlich an den *Interossei pedis (et manus)*, die anfänglich alle an der Plantarseite der Metacarpusknochen liegen und erst bei einer Fusslänge von 1,6 cm ihre bleibende Stellung annehmen (l. c. Fig. 1—4).

An dieser Stelle sei endlich auch noch das Einwandern der Bicepssehne in das Schultergelenk gedacht, auf das H. Welcker (l. i. c.) durch vergleichend anatomische Thatsachen aufmerksam geworden ist und das er auch beim Menschen insofern beobachtet hat, als er bei Embryonen des 3. Monates von 62 mm und 72 mm Länge die betreffende Sehne noch in ihrer ganzen Länge in einer Falte der Synovialhaut eingeschlossen fand, wogegen bei einem Embryo von 82 mm Länge die Sehne ihr bleibendes Verhalten zeigte.

2) Ein weiterer beachtenswerther Punct sind die Veränderungen der Insertionen, welche manche Muskeln im Laufe der Entwicklung erleiden. So habe ich am *Mylohyoideus* des Menschen und von Säugern gefunden (S. 482), dass derselbe zu einer gewissen Zeit an den Meckel'schen Knorpel sich ansetzt, während er doch später überall am Unterkiefer haftet und Götte meldet (S. 615), dass der *Musculus temporalis* von *Bombinator* während der Metamorphose seinen Ursprung von der Hinterwand der Augenhöhle auf die Schädeldecke verschiebe. Aehnliche Veränderungen müssen an Skeletttheilen, die sich umgestalten,

noch viele vorkommen, und werden daher vor Allem bei niederen Wirbelthieren zu treffen sein.

3) Endlich verdient auch das Schwinden von Muskeln und die Neubildung von solchen Beachtung, auf die Schneider die Aufmerksamkeit gelenkt hat (l. i. c.), und wird genau zu prüfen sein, ob wirklich bei den Batrachiern gewisse Muskeln ganz vergehen und neue an ihre Stelle treten, wie dieser Autor annimmt, oder ob die unzweifelhaft vorkommenden Aenderungen nur auf einem Wechsel der Elementartheile beruhen, wie Götte behauptet (S. 614).

Beim Menschen werden die Muskeln im zweiten Monate um die 6.—7. Woche deutlich, doch legen sich dieselben offenbar viel früher an, wie Erfahrungen an Säugethieren lehren. So zeigen Kaninchenembryonen von 9—10 Tagen und 4—5 mm Länge die segmentirten vertebralen Längsmuskeln ganz deutlich, und bei solchen von 14—16 Tagen sind viele Rumpfmuskeln und auch die Extremitätengürtelmuskeln angelegt.

Die Geschichte des Muskelsystems kann nur auf Grund umfassender embryologischer und vergleichend-anatomischer Studien aufgebaut werden, von denen erstere annoch fast ganz fehlen und letztere, wenn auch von verschiedenen Seiten (Humphry, Gegenbaur, Fürbringer, de Man, Vetter, Albrecht), mit Glück begonnen, doch immer noch allzu spärlich sind, um allgemeine Schlüsse zu gestatten. Unter solchen Verhältnissen erscheint es mir nicht gerathen, auf eine Kritik der sehr abweichenden Auffassungen der wenigen Forscher einzugehen, die bisher über die Entwicklung des Muskelsystems sich geäussert haben und verweise ich einfach auf die Darstellungen von Gegenbaur (vergl. Anat. 1878, S. 515), Balfour (Elasmobranch fishes p. 113 u. flgd., p. 147—150, p. 208), Götte (S. 605—615) und Schneider (l. i. c.).

Literatur des Muskelsystems.

Ruge, G., Entwicklungsvorgänge an der Muskulatur des menschlichen Fusses in Morph. Jahrb. Bd. IV Supplement S. 117. — Schneider, Ueber die vergl. Anat. u. Entwickl. d. Muskelsystems d. Wirbelthiere in Sitzungsber. der Oberhessischen Gesellschaft 1873. — Welcker, H., Die Einwanderung der Bicepssehne in das Schultergelenk, in Arch. f. Anat. u. Entw. 1878, Bd. I S. 20.

VI. Entwicklung des Darmsystems.

A. Entwicklung des Darmkanales.

§ 55.

Anfangsdarm, Zähne, Speicheldrüsen.

Rückblick auf die erste Bildung des Darmes.

Die erste Bildung des Darmkanales ist schon in früheren §§ vielfältig zur Besprechung gekommen (SS. 111, 143, 145, 146, 155, 184, 185, 209, 210) und wird es genügen, an diesem Orte die Hauptzüge zu wiederholen. Wir haben gesehen, wie im Bereiche der Embryonalanlage das innere Keimblatt (Entoderma) oder das Darmdrüsenblatt unter Betheiligung einer Schicht des mittleren Keimblattes, der Darmfaserplatte, nach und nach beim Hühnchen vom Dottersacke, beim Säugethiere von der Keimblase sich abschnürt und anfangs zu einer Halbrinne, bald aber zu einem vorn und hinten geschlossenen Rohre sich gestaltet (Fig. 181). Dass dieses Rohr oder die Anlage des Darmes endlich ganz vom Dottersacke sich ablöst und mit einer vorderen und hinteren Oeffnung sich versieht, ist ebenfalls schon beschrieben worden und können wir uns mithin gleich zur Betrachtung der weiteren Entwicklung des Darmkanales wenden, indem wir den in den Figg. 181, 4 und 486 dargestellten Zustand als Ausgangspunct nehmen. Vorher ist jedoch noch die Gliederung des embryonalen Darmkanales etwas einlässlicher zu besprechen, als es früher geschah.

Abschnitte des embryonalen Darmes.

Fasst man die allerersten Zustände des Darmkanales ins Auge, wie sie die Figg. 85, 118—120, 171, 172, 181 2, 183, 205, 206, 218 darstellen, so ergiebt sich als rationellste Eintheilung des Darmes, die in einen mittleren Abschnitt, der aus dem Entoderma und dem Mesoderma sich hervorbildet und in ein Anfangs- und ein Endstück, bei deren Entstehung das Ectoderma oder äussere Keimblatt sich betheiligt. Von diesen drei Theilen liefert das Anfangsstück die Mundhöhle bis zu den *Arcus glossopalatini* und das Endstück den äussersten Theil der sogenannten Cloake oder des Raumes, in den anfänglich das Urogenital- und Darmsystem zusammenmünden, während aus dem mittleren Abschnitte der ganze übrige *Tractus* und auch wesentliche Theile des Urogenitalsystems hervorgehen. Zur Bezeichnung dieser drei Theile sind die Namen »Munddarm«, »Mitteldarm« oder Urdarm und »Afterdarm« brauchbar, nur muss der Mitteldarm, der die grössten Umgestaltungen erleidet, auch noch in Unterabtheilungen gebracht werden, die sich als Vorderdarm, Mitteldarm im engeren Sinne und als Enddarm bezeichnen lassen. Der Vorderdarm umfasst die

Rachenhöhle und Speiseröhre, Darmstücke, die lange Zeit hindurch einer hinteren Faserwand entbehren, kein Gekröse besitzen und in keiner besonderen Höhlung gelegen sind, auch physiologisch eine mehr untergeordnete Rolle spielen. Die zum Mitteldarme gehörenden Theile,

Fig. 487.

Magen, Dünndarm, Dickdarm, liegen in einer besonderen Höhle, haben von Anfang an eine wenn auch nicht sofort vollkommene hintere Wand und sind physiologisch die bedeutungsvollsten. Der Enddarm endlich entspricht dem Mastdarme mit Ausnahme seines untersten Endes und erhält dadurch eine grosse Bedeutung, dass die Allantois und das

Fig. 487. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergrössert, von vorn und gestreckt. Die vordere Bauchwand ist theils entfernt, theils nicht dargestellt, so dass die Bauchhöhle viel weiter offen steht, als sie in dieser Zeit sich findet und das Herz blosszuliegen scheint. *a* Nasengruben; *b* Augen; *c* Unterkiefer (erster Kiemenbogen), *d* zweiter Kiemenbogen; *e* rechtes, *f* linkes Herzohr; *g* rechte, *h* linke Kammer; *i* Aorta; *k* Leberlappen mit dem Lumen der *Vena omphalo-mesenterica* dazwischen; *l* Magen; *m* Darm, durch einen kurzen engen Dottergang mit dem Dottersacke *n* verbunden, hier schon mit einem Gekröse versehen, das aber nicht dargestellt ist, und eine vortretende Schleife bildend; *o* Wolff'sche Körper; *pp* Allantois; *q* vordere, *r* hintere Extremitäten. Nach Bischoff.

Urogenitalsystem in besonderen Beziehungen zu demselben stehen. Bei der folgenden Betrachtung führen wir die einzelnen Theile des *Tractus* einfach der Reihe nach von oben nach unten auf.

Anfangsdarm. Mundhöhle.

Da die Bildung der Mundhöhle und der Mundöffnung schon früher ausführlich besprochen wurde (S. 509), so will ich hier nur an einigen schon früher gegebenen Zeichnungen die Hauptmomente hervorheben. Die Fig. 488 zeigt vom Kaninchen im Längsschnitte den vordersten Theil des Urdarmes oder den sogenannten Vorderdarm noch blind geschlossen und vor dem Herzen bei *r* die aus allen 3 Keimblättern gebildete Rachenhaut von Remak, an welcher schon ein kleines Grübchen aussen die Stelle andeutet, wo später die Mundbucht und der Durchbruch entsteht.

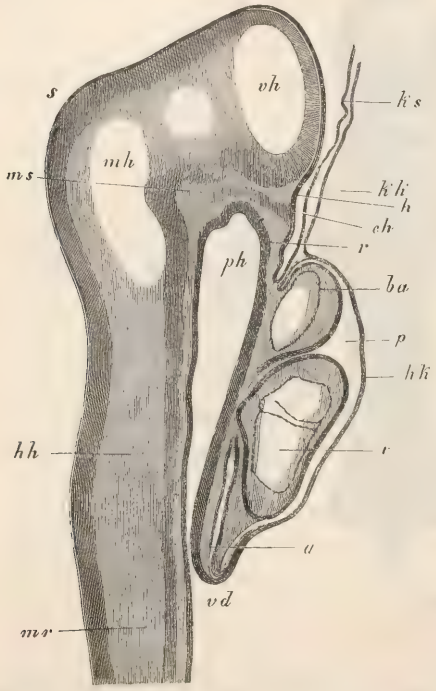


Fig. 488.

Ein noch früheres Stadium stellt die Fig. 85 vom Hühnchen dar, in der die Mundbucht ebenfalls schon sichtbar ist und in Fig. 489 ist der vorderste Theil des Vorderdarmes oder Pharynx *ph*, sammt der Mundbucht *m* im Querschnitte wiedergegeben. Von der Fläche sieht man die Mundgegend vor der Bildung der Mundöffnung in den Figg. 172 und 229 vom Kaninchen und Menschen, und ist besonders die letztere Figur bemerkenswerth, an der die Mundöffnung unterhalb des Buchstabens *t* als quere Rinne sichtbar wird. Die

Fig. 488. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. *ph* Schlund; *vd* vordere Darmpforte; *r* Rachenhaut; *p* Parietalhöhle; *hk* vordere Wand derselben (Herzkappe, Remak), aus dem Entoderma und der Darmfaserplatte bestehend; *a* Vorhof; *v* Kammer; *ba Bulbus aortae; kk* Kopfkappe, aus dem Entoderma allein bestehend; *ks* Kopfscheide des Amnion, aus dem Ectoderma allein bestehend; *mr* Medullarrohr; *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *s* Scheitelhöcker; *ms* mittlerer Schädelbalken Rathke's; *ch* vorderstes Ende der Chorda, an das Ectoderma anstossend; *h* leichte Einbiegung des Ectoderma, aus welcher später die Hypophysis sich bildet. Vergr. 55mal.

Gestalt der eben entstandenen Mundöffnung endlich und einen Einblick in die primitive Mundhöhle gewährt die Fig. 490 vom Kaninchen und die Fig. 233 2 vom Menschen.

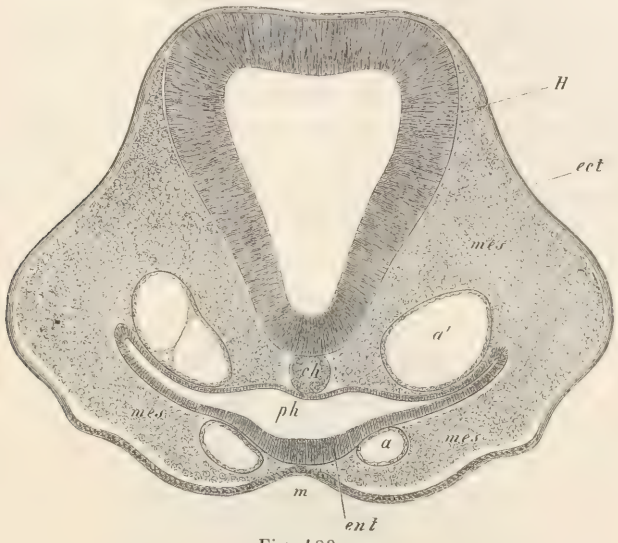


Fig. 489.

Die primitive Mundhöhle ist anfänglich sehr kurz, erhält jedoch durch das Vortreten des ersten Kiemenbogens und des vordersten Schädelendes (Stirnfortsatz) bald eine grössere Tiefe und erleidet dann auch, gleichzeitig mit der Entwicklung des Geruchsorganes und des Gaumens, weitere Veränderungen, in Folge derer sie mit den Geruchsgrübchen in Verbindung tritt und dann in einen oberen respiratorischen und einen unteren digestiven Abschnitt sich sondert, wie dies oben beim Gesicht (S. 465) und beim Geruchsorgane (S. 763) geschildert wurde.

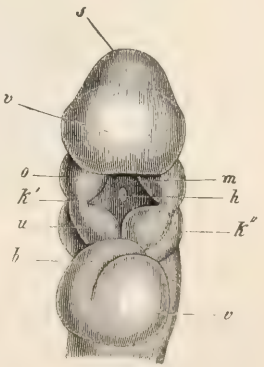


Fig. 490.

Fig. 489. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo No. XI 101mal vergr. *H* Gehirn (2. Blase); *ch* Chorda; *a* ein Aortenbogen; *a' Aorta descendens; ph* Schlund; *m* Mundbucht; *ect* Ectoderma; *ent* Entoderma; *mes* Mesoderma.

Fig. 490. Kopf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen von vorn und unten. 12mal vergr. *v* Vorderkopf mit dem Vorderhirn; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k'* erster Kiemenbogen; *o, u,* dessen Ober- und Unterkieferfortsatz; *m* Mundöffnung; *h* Hypophysistasche; *k''* zweiter Kiemenbogen; *b Bulbus aortae; v* Kammer; *at* Atrium.

Zunge.

In der Mundhöhle entwickeln sich die Zunge, die Zähne, die Speicheldrüsen nebst den kleinen drüsigen Organen, die man in den Wänden der Schleimhaut findet. Was zuerst die Zunge anlangt, so wuchert dieselbe nach den Angaben von Reichert von den vereinten Enden der Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens hervor. Dursy dagegen lässt dieses Organ aus der inneren Oberfläche der drei oberen Kiemenbogen sich entwickeln (S. 121) in der Art, dass der ursprünglich paarige Körper aus den kolbig verdickten Enden beider Seitenhälften des ersten Schlundbogens hervorgehe, die unpaare Anlage der Zungenwurzel dagegen eine Wucherung der Schlussstücke des zweiten und dritten Bogens darstelle. Bei diesen Angaben scheint Dursy vor Allem

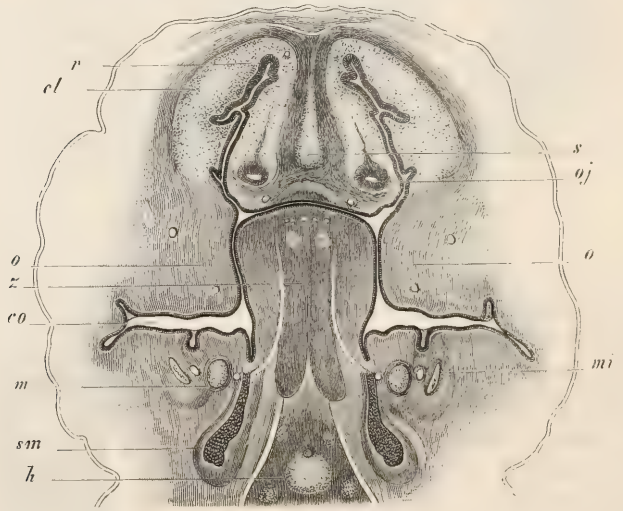


Fig. 491.

auf die in Tafel I Fig. 18 dargestellte Zunge eines Rindsembryo von 1,15 cm sich zu stützen, die übrigens am vordersten Ende auch verschmolzen ist, wogegen die vom Menschen gegebenen Abbildungen (Taf. II Fig. 13 Embryo von 1,3 cm; Fig. 12, Embryo von 1,8 cm; Fig. 14,

Fig. 491. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 15 Tagen, 23mal vergr. *o* Oberkieferfortsätze der ersten Kiemenbogen, resp. Gaumenplatten derselben; *z* Zunge; *m Cartilago Meckelii; sm Glandula submaxillaris; mi Maxilla inferior*; *h* Zungenbein (knorpelig); *s Septum narium*; *cl Cartilago lateralis nasi; oj Organum Jacobsonii; r* Riechepithel; *co Cavitas oris*, in deren Wandungen vier Zahnkeime sichtbar sind.

Embryo von 2,25 cm; Fig. 9, Embryo von 3,8 cm) wohl für das Vorkommen einer Längsfurche am Zungenkörper, aber nicht für dasjenige paariger Anlagen beweisend sind. Die Zungenwurzel bildet Dursy mit einer vorderen V Falte und einer einfachen oder doppelten hinteren Falte ab und sollen im Winkel der vorderen Falte das *Foramen coecum* und in der sie begrenzenden Furche die *Papillae circumvallatae* entstehen. — Beim Kaninchen entwickelt sich nach meinen Erfahrungen die Zunge als ein einfacher unpaarer Körper an der Innenfläche der drei ersten Kiemenbogen, so jedoch, dass, wie auch Dursy es angibt, ihre Hauptmasse vom ersten Bogen stammt. Selbstverständlich liegt das Blastem, das die Zunge liefert, an der Innenseite der knorpeligen Theile der genannten Bogen und geht die Hauptmasse desselben in den Muskelkörper der Zunge über.

Die beim Menschen im zweiten Monate gebildete Zunge wird bald gross und breit (Fig. 491), füllt nicht nur die ganze primitive Mundhöhle vor der Bildung des Gaumens aus (Dursy, Taf. II Fig. 1, 2, 3, 5, meine Fig. 491), sondern tritt auch bald in etwas zur Mundöffnung hervor. Später mit der Entwicklung des Gaumens zieht sich dieselbe zurück und zeigt dann bald die bleibenden Verhältnisse. Die Papillen beginnen im 3. Monate sich zu entwickeln und erscheinen zuerst die *Conicae* und *Circumvallatae*.

Zähne. Milchzähne.

Die Entwickelung der 20 Milchzähne beginnt im 2. Monate des Fötallebens mit der Bildung der embryonalen Zahnsäckchen in den Kieferrändern, von denen jedes durch den Zusammentritt einer besonderen epithelialen Wucherung, dem Schmelzorgane und gewissen von der eigentlichen Mucosa ausgehenden Bildungen, dem Zahnkeime und dem eigentlichen Zahnsäckchen, entsteht. Im dritten und vierten Monate bilden sich diese Säckchen vollständig aus und beginnt dann auch schon die erste Anlage der Säckchen der bleibenden Zähne deutlich zu werden, in der Weise, dass das Schmelzorgan derselben als ein Auswuchs desjenigen des Milchzahnes auftritt, zu dem dann, ganz unabhängig vom Zahnsäckchen des Milchzahnes, aus der Mucosa ein Zahnkeim und ein Zahnsäckchen sich gesellen. — Wie die Säckchen der drei letzten bleibenden Backzähne sich entwickeln, ist noch nicht untersucht, doch ist es wahrscheinlich, dass dieselben ganz selbständig, wie diejenigen der Milchzähne, sich bilden.

Die Zahnsäckchen (Fig. 492) bestehen, wie angegeben, aus drei Theilen, dem eigentlichen Säckchen, dem Zahnkeime und dem Schmelzorgane. Das eigentliche Säckchen ist eine bindegewebige Hülle, an der zwei Theile, eine äussere Lage von derberem Bindegewebe (*h*) und eine innere weichere Schicht (*g*) von mehr galler-

tiger Beschaffenheit mit vielen Bindegewebskörperchen zu unterscheiden sind, in welcher jedoch ebenfalls ächte Bindegewebsbündel sich finden, nur dass dieselbe nach innen gegen das Schmelzorgan mit einer zarten gleichartigen Lage, einer Fortsetzung der *Membrana praeformativa* des Zahnkeimes, abschliesst. Sobald Gefässe im Zahnsäckchen auftreten, erhalten auch die beschriebenen zwei Lagen solche und enden dieselben alle mit Capillarnetzen im ganzen Umkreise des Schmelzorganes, in welcher Gegend auch mit Gefässen versehene zottenartige Bildungen sich entwickeln. Da die innere Oberfläche des Zahnsäckchens, wie die Entwicklungsgeschichte darthut, der freien Oberfläche einer Schleimhaut gleichwerthig ist, so entsprechen diese Zotten eigentlichen Schleimhautpapillen.

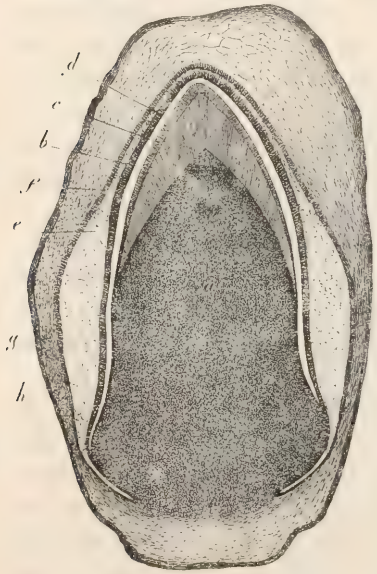


Fig. 492.

Vom Grunde des Zahnsäckchens erhebt sich als unmittelbare Fortsetzung der äusseren Lage desselben der Zahnkeim oder die Zahnpapille, *Pulpa s. Papilla dentis (a)*, der, in der Gestalt den spätern entsprechenden Zahn nachahmend und einer grossen Schleimhautpapille gleichwerthig, aus einer gefäss- und später auch nervenreichen innern mächtigen Lage und einer gefässlosen dünnen Randschicht besteht. Die letztere wird von einem zarten gleichartigen Häutchen, der *Membrana praeformativa* (Raschkow), die für die Zahnbildung ohne weitere Bedeutung ist, begrenzt und besteht unter demselben aus 35—54 μ langen und 4,5—10 μ breiten Zellen mit schönen bläschenförmigen Kernen und deutlichen ein- und mehrfachen *Nucleoli*, die eine dicht neben der andern, fast wie ein Epithel, auf der Oberfläche der Pulpa sitzen, jedoch nach innen nicht so scharf begrenzt sind, wie ein solches, und auch, wenigstens an jungen Zahnkeimen, durch kleinere

Fig. 492. Zahnsäckchen eines bleibenden Zahnes der Katze senkrecht und quer durchschnitten. Nach einem Präparate von Thiersch. 14mal vergr. *a* Zahnpapille, deren äusserste dunkle Zone von den Elfenbeinzellen gebildet wird; *b* Zahnbein; *c* Schmelz; *d* innere Epithellage des Schmelzorganes oder *M. adamantinae*; *e* Gallertgewebe desselben; *f* äussere Epithellage des Schmelzorganes; *g* innere Lage des Zahnsäckchens; *h* äussere Lage desselben.

Zellen allmälig in das Parenchym derselben übergehen. Uebrigens entsteht an gefässreichen Pulpen doch eine Begrenzung dadurch, dass die Capillarschlingen, in welche die Gefässe auslaufen, nicht zwischen die

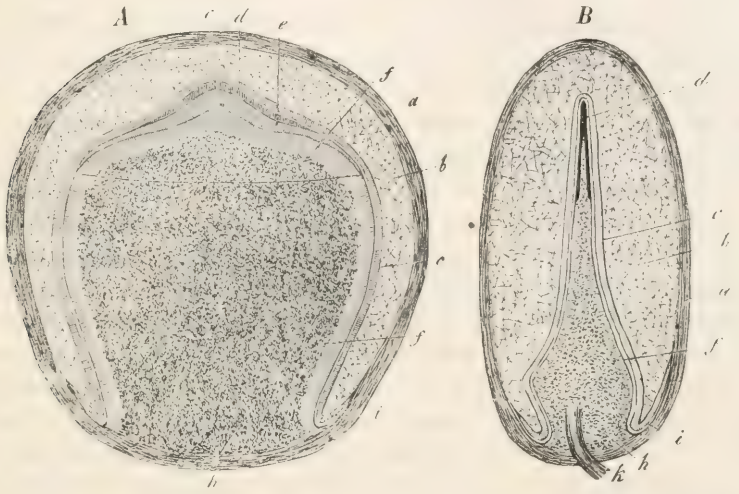


Fig 493.

cylindrischen Zellen eingehen, sondern eine dicht an der andern an der tiefen Seite derselben enden, so dass, zumal da auch die fraglichen Zellen das Elfenbein liefern, die Bezeichnung derselben als Elfenbeinhaut, *Membrana eboris*, gerechtfertigt erscheint. Die innern Theile der Pulpa bestehen durch und durch aus einer früher mehr körnigen oder gleichartigen, später mehr faserigen Grundsubstanz, in welcher sehr zahlreiche, anfangs runde, später spindelförmige und sternförmige Zellen eingebettet sind, von denen die der *Membrana eboris* die äussersten dicht gedrängten darstellen. Es gehört somit das Gewebe der Pulpa zur Gruppe der Bindesubstanz. Gefässe

Fig. 493. *A* Zahnsäckchen des zweiten Schneidezahnes eines achtmonatlichen menschlichen Embryo, im Sagittalschnitte, 7 mal vergr. *a* Zahnsäckchen; *b* Schmelzpulpe; *c* Schmelzmembran; *d* Schmelz; *e* Zahnbein; *f* Elfenbeinzellen; *g* Grenze des Zahnbeinscherbchens; *h* Zahnpapille; *i* Rand des Schmelzorganes. *B* Erster Schneidezahn desselben Embryo im Frontalschnitte. Buchstaben wie vorhin. *a* Zahnscherbchen *in toto*; *k* Nerv und Gefässe der Papille. *C* Querschnitt durch ein Zahnsäckchen mit allen seinen Theilen. Buchstaben wie vorhin.

entwickeln sich etwas vor der Zahnbildung in ungemeiner Zahl in der Pulpa, und zwar finden sich vorzüglich an der Verknöcherungsgrenze die zahlreichsten senkrecht stehenden Schlingen von Capillaren von etwa 13 μ.

Schmelzorgan.

Das Schmelzorgan, *Organon adamantinae* (Raschkow) (Fig. 493, 494 *bc*; Fig. 500 *def*), ist ein kappenförmiges, rings herum scharf umgrenztes, weiches Gebilde, dessen vertiefte Seite die Zahnpulpa genau umkleidet, während die gewölbte mit dem eigentlichen Zahnsäckchen verbunden ist. Dem Baue nach besteht dasselbe aus zwei Theilen, einer oberflächlichen dünnen Lage von gewöhnlichen Epithelzellen (Fig. 500 *df*) und einem innern Gallertgewebe (Fig. 493, 494 *b*) eigener Art, der sogenannten Schmelzpulpe, hat jedoch, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, *in toto* die Bedeutung eines epithelialen Organes und stellt das Epithel der Zahnpapille und des Zahnsäckchens dar, welche Theile beide einmal die oberflächlichsten Theile der Schleimhaut darstellten. Die Epithelzellen des Schmelzorganes bilden zwar eine ganz zusammenhängende Lage, müssen jedoch der Bequemlichkeit halber in zwei Theile geschieden werden, die ich das äussere und innere Epithel nennen will. Das innere Epithel, oder die sogenannte Schmelzhaut, *Membrana adamantinae* (Raschkow) (Fig. 493 *c*, 500 *d*) gleicht einem gewöhnlichen Cylinderepithel auf's Täuschendste, und besteht ganz und gar aus 26 μ langen, 4,5 μ breiten Zellen, die feinkörnig und zart sind und länglichrunde Kerne führen, die, hie und da doppelt, in den tiefsten Theilen der Zellen sitzen. Das äussere Epithel (Fig. 492 *f*), von Nasmyth entdeckt und auch von Huxley gesehen, jedoch erst von Guillot abgebildet und von Robin und Magitot genauer beschrieben, zeigt beim Menschen pflasterförmige Zellen von 11 μ im Mittel, die häufig Fettkörnchen führen. Was dasselbe dem innern Epithel gegenüber besonders auszeichnet, ist, dass es keine überall gleich dicke Haut bildet, sondern an seiner äussern Fläche, vor Allem an der dem Zahnfleische zugewendeten Seite des Schmelzorganes, mit einer Menge kleinerer und grösserer, ganz und gar aus Zellen gebildeter Fortsätze, den Epithelialsprossen des Schmelzorganes, versehen ist (Fig. 500 *d'*), zwischen welche die Gefässzotten des Zahnsäckchens hineinragen, so dass durch die beiderlei Hervorragungen eine innige Vereinigung der genannten Theile oder, wenn man

Fig. 494.

Fig. 494. Zahnsäckchen des ersten Backzahnes eines Fötus von 5 Monaten. Buchstaben wie Fig. 493. *h* Spitzen des Keimes.

will, eine Art Papillen erzeugt werden. — Das innere oder Gallertgewebe des Schmelzorganes (Fig. 492 *e*, 493 *b*) gleicht auf ein Haar gewissen einfachen Bindesubstanzen und besteht aus verbundenen sternförmigen Zellen, die in ihren Zwischenräumen eine schleim- und eiweissreiche Flüssigkeit führen. Dasselbe ist jedoch nichts als umgewandeltes Epithel und gehen auch seine Elemente an der Grenze gegen die oberflächlichen Zellenschichten in mehr rundliche Elemente über und setzen sich, wenigstens früher, nicht scharf gegen dieselben ab. Am mächtigsten ist diese Lage gallertigen Epithels, wie ich sie heisse, unmittelbar vor dem Eintritte der Zahnbildung und in den ersten Zeiten derselben (Fig. 493, 494), so im fünften bis sechsten Monate von 1—1,4 mm, bei einem Neugeborenen dagegen nur noch von 0,35—0,45 mm. Wie begreiflich ist das ganze Schmelzorgan gefässlos und gehören die Gefässe, die ich früher aus demselben beschrieb (Mikr. Anat. II 2, Fig. 211), der innern Lage des Zahnsäckchens an, die ich damals als Theil des Schmelzorganes ansah.

Bildung der Milchzähne.

Die Bildung der Milchzähne beginnt im fünften Fötalmonate, und im siebenten Monate sind dieselben alle in Ossification begriffen. Die Verknöcherung beginnt an der Spitze der Zahnpulpa mit der Bildung von kleinen Scherbchen von Zahnbein, die bei den Backzähnen anfänglich, entsprechend den Hügeln des Keimes, mehrfach sind, jedoch bald mit einander verschmelzen. Gleich nach dem Auftreten eines Zahnbeinscherbchens entsteht auch von dem Schmelzorgane aus eine dünne Lage von Schmelz, die mit dem Zahnbeine verschmilzt und so die erste Anlage der Zahnkrone bildet. Weiter dehnt sich das Zahnbeinscherbchen über die Pulpa aus und wird dicker, so dass es bald wie eine Mütze auf dem Keime sitzt (Fig. 493) und schliesslich ähnlich einer Kapsel denselben, der, je mehr die Ossification zunimmt, um so mehr sich verkleinert, ganz und eng umfasst (Fig. 492); zugleich folgt auch die Schmelzablagerung nach, so dass dieselbe bald von der Gesammtoberfläche der Schmelzhaut ausgeht, und wird immer mächtiger. So bildet sich schliesslich der ganze Schmelz um die Elfenbeinlage der Krone, während das Schmelzorgan und die Zahnpulpa immer mehr an Masse abnehmen, bis jenes nur noch ein dünnes Häutchen ist und letztere den Verhältnissen, die sie im fertigen Zahne zeigt, sich nähert. Vom Cemente und der Zahnwurzel ist aber noch immer nichts da; dieselben entstehen erst, wenn die Krone ziemlich fertig ist und der Zahn zum Durchbruche sich anschickt. Um diese Zeit wächst der Zahnkeim stark in die Länge, während das Schmelzorgan verkümmert, und lagert sich auf seinen neu hervorsprossenden Theilen nur Elfenbein ab, nämlich das der Wurzel. Der so in die Höhe getriebene Zahn beginnt gegen die obere Wand des

Zahnsäckchens und das mit demselben verwachsene feste Zahnfleisch zu drängen, bricht allmälig durch dieselben, in denen auch selbständig ein Schwinden eintritt, hindurch und kommt schliesslich zu Tage. Nun zieht sich das Zahnfleisch um ihn zusammen, während der nicht durchbrochene Theil des Zahnsäckchens eng an die Wurzel sich anlegt und zum Perioste der Alveole wird. Seine Vollendung erhält der Milchzahn dadurch, dass 1) noch der Rest der Wurzel angesetzt wird, wodurch bald die Krone in normaler Länge hervortritt, und 2) aus einer vom Zahnsäckchen, das nun mit dem Perioste der Alveole verschmilzt, geschehenden Ablagerung, die schon vor dem Durchbruche beginnt, das Cement um die Wurzel sich anlegt, während zugleich von innen her der Zahn sich noch mehr verdickt und der Keim entsprechend sich verkleinert. An Zähnen mit mehreren Wurzeln wird der anfangs einfache Keim bei seiner Verlängerung da, wo er festsitzt, gespalten, und entwickelt sich dann um jede Abtheilung herum eine Wurzel. — Der Durchbruch der Milchzähne geschieht in folgender Reihe. Innere Schneidezähne des Unterkiefers im 6. bis 8. Monate, innere Schneidezähne des Oberkiefers einige Wochen später, äussere

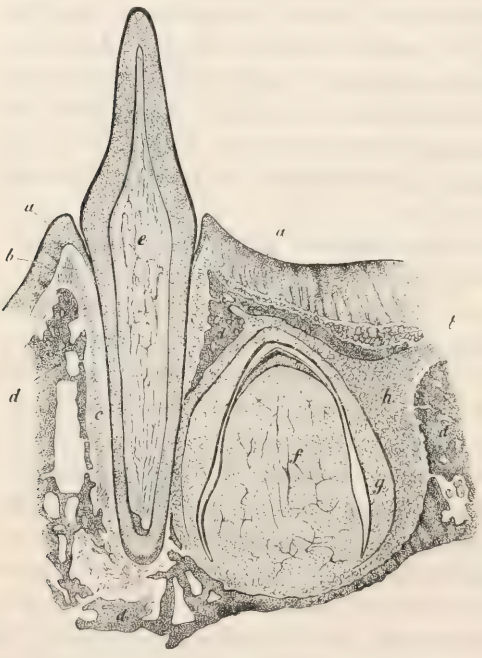


Fig. 495.

Fig. 495. Senkrechter Schnitt durch einen Theil des Kiefers und einen Milchschneidezahn sammt dem Ersatzzahne einer jungen Katze. Nach einem Präparate von Thiersch. Vergr. 14. Die Zeichnung von Carl Genth. *a* Epithel des Zahnfleisches; *b* Bindegewebslage des Zahnfleisches übergehend in *c* das Periost der Alveole; *d* knöcherne Alveolen beider Zähne; *e* Pulpa des Milchzahnes; *f* Pulpa des Ersatzzahnes beide mit zahlreichen Gefässen und den Elfenbeinzellen an der Oberfläche, die nur als gestreifter Saum sichtbar sind; *g* Schmelzorgan des Ersatzzahnes, eine kleine Kappe von Schmelz und Elfenbein bedeckend, zwischen welchen Lagen eine zufällige Lücke sich findet; *h* Bindesubstanz um den Ersatzzahn, kein scharf begrenztes Säckchen darstellend.

Schneidezähne im 7. bis 9. Monate, die des Unterkiefers zuerst, vordere Backzähne im 12. bis 14. Monate, die des Unterkiefers zuerst, Hundszähne im 15. bis 20. Monate, zweite Backzähne zwischen dem 20. und 30. Monate.

Bildung der bleibenden Zähne.

Die bleibenden Zähne entwickeln sich genau in derselben Weise wie die Milchzähne. Ihre Ossification beginnt etwas vor der Geburt in den ersten grossen Backzähnen, schreitet im ersten, zweiten und dritten Jahre auf die Schneidezähne, Eckzähne und kleinen Backzähne fort, so dass im sechsten und siebenten Jahre zu gleicher Zeit 48 Zähne in beiden Kiefern enthalten sind, nämlich 20 Milchzähne und alle bleibenden, mit Ausnahme der Weisheitszähne. Beim Zahnwechsel werden die knöchernen Scheidewände, welche die Alveolen der bleibenden von denen der Milchzähne trennen, aufgesaugt, wie diess die Fig. 495 im ersten Entstehen zeigt, und zugleich schwinden die Wurzeln der letzteren von unten her, in Folge eines Resorptionsvorganges, der nach meinen Untersuchungen genau so sich gestaltet, wie bei der typischen Knochenresorption und unter Bildung von Howship'schen Grübchen und Ostoklasten sich macht, worüber das Nähere in meiner Arbeit über die Resorption des Knochengewebes, Leipzig 1873 nachgesehen werden kann. So kommen die bleibenden Zähne, deren Wurzeln mittlerweile sich verlängern, gerade unter die lose gewordenen Kronen der Milchzähne, die endlich, wenn letztere noch mehr hervortreten, ausfallen und ihnen den Platz einräumen. Das Hervorbrechen der bleibenden Zähne geschieht in folgender Ordnung: erster grosser Backzahn im siebenten Jahre, innerer Schneidezahn im achten Jahre, seitlicher Schneidezahn im neunten Jahre, erster kleiner Backzahn im zehnten Jahre, zweiter kleiner Backzahn im elften Jahre, Eckzahn im zwölften Jahre, zweiter grosser Backzahn im 13. Jahre, dritter Backzahn zwischen dem 17. bis 19. Jahre.

Das Zahnfleisch des Fötus und besonders des Neugebornen ist vor dem Durchbruche der Milchzähne weisslich und sehr fest, fast von der Dichtigkeit eines Knorpels, weshalb es auch wohl Zahnfleischknorpel genannt wird, obschon es in seinem Baue mit Knorpel gar keine Aehnlichkeit hat und aus den gewöhnlichen Schleimhautelementen, jedoch mit einer bedeutenden Beimengung eines mehr sehnigen Gewebes, besteht. Die in demselben von Serres beschriebenen hirsekorngrossen Körperchen, die Weinstein absondernde Drüsen sein sollen, sogenannte *Glandulae tartaricae*, sind Nester von Epithel (s. meine Mikr. Anat. II. 2. S. 95) und meinen späteren Erfahrungen zufolge Reste des embryonalen Schmelzkeimes.

Entwicklung der Zahnsäckchen.

Die Entwicklung der Zahnsäckchen anlangend, so hat in neuerer Zeit die früher ziemlich allgemein gültige Goodsir'sche Aufstellung, nach welcher die

Säckchen aus einer offenen Schleimhautfurche mit freien Papillen sich entwickeln (s. meine Mikr. Anat. II. 2. S. 87—94, wo auch die übrige Literatur aufgeführt ist, und die ersten drei Auflagen meiner Gewebelehre), verlassen werden müssen. Zwar haben die Angaben von Natalis Guillot, sowie von Robin und Magitot, nach welchen beim Menschen und bei Säugethieren die Säckchen mit allen ihren Theilen in der Tiefe der Schleimhaut, im submucösen Gewebe derselben, von freien Stücken und unabhängig von allen andern Theilen sich entwickeln, als unrichtig sich ergeben, dagegen ist von mir im Jahre 1863, im Anschlusse an ältere Erfahrungen von Marcusen, gezeigt worden, dass bei Thieren eine Zahnfurche mit freien Papillen fehlt und die Zahnsäckchen im Innern der Mucosa aus den obersten Schleimhautlagen, d. h. aus einer Schleimhautpapille (dem Zahnkeime), einem Epithelialüberzuge derselben (dem Schmelzorgane) und einer umhüllenden Schleimhautlage, dem eigentlichen Zahnsäckchen, sich hervorbilden, welche Beobachtungen später Waldeyer auch für den Menschen als richtig erwies.

Einzelnheiten anlangend, so finden sich bei den Säugethieren und beim Menschen niemals freie Zahnkeime, und zur Zeit der Entwicklung derselben auch nichts, was als eine Zahnfurche angesprochen werden könnte, obschon beim ersten Auftreten der Schmelzkeime in der Gegend derselben leichte Furchen sich finden (Fig. 496). Ober- und Unterkiefer zeigen bei Wiederkäuern in der Gegend, wo die Zahnsäckchen sich bilden, eine starke, vorzüglich aus einer mächtigen Epithellage gebildete Leiste (Fig. 499), und im Innern dieses »Zahnwalles« entwickeln sich die Zahnsäckchen in folgender Weise. Das erste ist die Bildung eines besonderen epithelialen Organes, das ich vor Jahren den »Schmelzkeim« nannte. Derselbe stellt in jeder Kieferhälfte einen zusammenhängenden platten Fortsatz der tiefsten Lagen des Mundhöhlenepithels dar, der seine Flächen nach aussen und nach innen wendet, und an seinem Randtheile etwas umgebogen ist (Figg. 496, 497). Anfänglich ist dieser Schmelzkeim überall gleichmässig dünn und nicht zu erkennen, wo die einzelnen Zahnsäckchen sich entwickeln. Später bilden sich in der tieferen Hälfte desselben einzelne Stellen, entsprechend der Zahl der Zähne eigenthümlich um und gestalten sich nach und nach zu den einzelnen

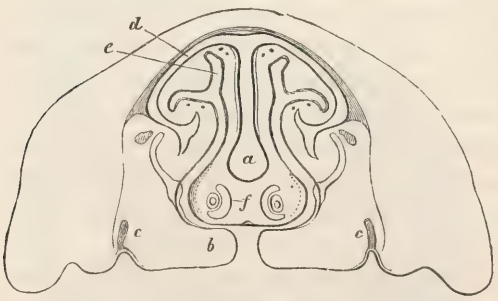


Fig. 496.

Schmelzkeim.

Fig. 496. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtstheil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr. *a* knorpelige Nasenscheidewand; *b* Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit der Gaumenspalte; *c* die jungen Schmelzkeime der Backzähne des Oberkiefers; *d* knorpelige Decke der Nasenhöhle *e*; *f* Jacobson'sche Organe sammt dem sie begrenzenden Knorpel.

Schmelzorganen (Fig. 498). Diese Umwandlung beruht auf folgendem. Schmelzorgane.
Erstens und vor Allem verdickt sich der Schmelzkeim an diesen Stellen dadurch, dass im Innern desselben eine reichliche Zellenwucherung statt hat, welche vor Allem von länglichen Zellen ausgeht, die — eine Fortsetzung der tiefsten Zellen des Epithels — die äussersten Theile desselben bilden, ausserdem aber auch von kleineren, in geringer Menge im Innern desselben enthaltenen Zellen abhängig ist. Sind so eine gewisse Zahl neuer Zellen entstanden, so bestehen die Schmelzorgane deutlich aus zwei Abtheilungen, einer Rindenschicht (*a*) aus den ursprünglich länglichen Zellen und einer Kernmasse aus mehr rundlichen Elementen (*e*). Zugleich ändern sie nun auch ihre Form und gehen aus der eines Kolbens in die einer Kappe über, welche nun auch den

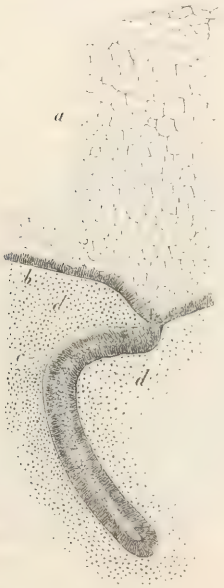


Fig. 497.

Fig. 498.

mittlerweile hervorgetretenen Zahnkeim bedeckt (Fig. 500). — Sind einmal so die Schmelzorgane deutlich als solche angelegt, so ändern sie sich auch in histiologischer Beziehung dadurch, dass die Zellen der Kernmasse nach und nach — indem sie sternförmig werden, unter einander sich vereinen und eine schleim- und eiweissreiche Flüssigkeit zwischen sich ausscheiden — in die eigentliche

Fig. 497. Ein Stückchen des Gaumens eines Kalbsembryo in der Gegend des rechten Zahnwalles. 100 mal vergr. *a* Epithel des Zahnwalles, dessen äusserer Theil nicht dargestellt ist; *b* tiefste cylindrische Zellen des Epithels; *c* Schmelzkeim, Fortsetzung der tiefsten Lagen des Epithels; *dd* oberste Lagen der Schleimhaut. Die Kerne des Epithels sind nicht dargestellt.

Fig. 498. Ein Stückchen des Gaumens eines Schafsembryo in der Gegend des rechten Zahnwalles. 100 mal vergr. *a*, *b*, *c* wie in Fig. 497; *d* äussere längliche Zellen des in Bildung begriffenen Schmelzorganes; *e* innere rundliche Zellen.

Gallerte des Schmelzorganes übergehen. Diese Umbildung geschieht übrigens sehr langsam und bleiben so lange, als das Schmelzorgan sich noch vergrössert, zwischen seiner Rindenschicht und dem Gallertkerne Lagen runder Zellen übrig, die, während sie auf der einen Seite immerwährend sich vermehren, auf der andern stets zur Vergrösserung der Gallerte verwendet werden.

Diesem zufolge ist das Gallertgewebe der Schmelzorgane kein Bindegewebe, wie alle früheren Autoren, mit Ausnahme von Huxley, annahmen, noch einfache Bindesubstanz (d. h. aus Bindegewebskörperchen und gleichartiger Grundsubstanz bestehend), wie ich früher aufstellen zu können glaubte, vielmehr ein eigenthümlich umgewandeltes Epithelialgewebe.

Die Schmelzkeime sind früher da als irgend eine Spur von Zahnpapillen und z. B. im Oberkiefer vor der Schliessung der Gaumenspalte schon wahrzunehmen, um welche Zeit auch die Zahnwälle noch nicht vorhanden oder nur angedeutet sind (Fig. 496), dagegen treten die Papillen so ziemlich gleichzeitig mit den Schmelzorganen auf. Sobald nämlich diese als Verdickungen bemerkbar werden, zeigt sich auch an ihrer tiefen Fläche eine leichte hügelartige Erhebung der äussersten Schleimhautschicht, und während diese immer mehr sich vergrössert, treibt sie die tiefere Wand des Schmelzorganes gegen die andere und bedingt dessen Umwandlung in die Form einer Kappe (Fig. 499). Es erscheint somit der Theil des Schmelzorganes, der die Papille überzieht, oder die Schmelzmembran (Fig. 500 *f*), recht eigentlich als das Epithel der Zahnpapille. — Zwischen diesen beiden Theilen liegt, wie auch zwischen dem ganzen Schmelzorgane und der *Mucosa* und an der Oberfläche der letztern überhaupt ein zartes gleichartiges Häutchen, die sogenannte

Fig. 499.

Fig. 499. Senkrechter Schnitt durch den unteren Theil des Gesichtes eines Kalbsembryo von 11 cm Länge; geringe Vergr. *a* seitlicher Theil des Bodens der Mundhohle mit dünnem Epithel; *b* oberer Zahnwall mit sehr dickem Epithel; *c* Oberkiefer; *d* Gaumentheil derselben; *e* Zunge; *f* innere kleine Leiste am Boden der Mundhöhle mit verdicktem Epithel; *g* unterer Zahnwall mit verdicktem Epithel; *h* Unterkiefer; *i* äussere kleine Leiste am Boden der Mundhöhle mit verdicktem Epithel; *k* Meckel'scher Knorpel; *l* Zahnsäckchenanlage der Unterkiefer; *m* Anlage der Zahnsäckchen der Oberkiefer; *n* Nasenscheidewand.

Membrana praeformativa, der somit nichts weniger als eine besondere Bedeutung zukommt. — Uebrigens bildet sich nicht nur in der Gegend der Zahnpapille, sondern auch im übrigen Umkreise des Schmelzorganes eine innigere Verbindung desselben mit der *Mucosa*, indem das äussere Epithel des Schmelzorganes, besonders an den der Papille entgegengesetzten Stellen, gegen die *Mucosa* die obengemeldeten Epithelialfortsätze treibt und zwischen diesen Gefässe führende zottenartige Auswüchse der umgebenden *Mucosa* sich entwickeln.

Erst nachdem Zahnkeime und Schmelzorgane vollkommen angelegt sind, zeigen sich die ersten Spuren der Zahnsäckchen dadurch, dass ein Theil des Zahnsäckchen.

Fig. 500.

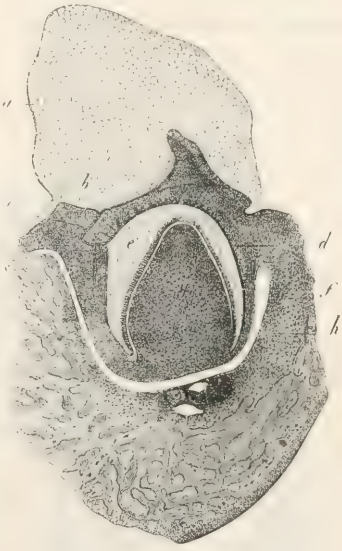


Fig. 501.

umgebenden Bindegewebes sich verdichtet (Fig. 500, 501, in welch letzterer Figur das, was erste Anlage des Säckchens sein sollte, durch ein Versehen als Lücke dargestellt ist). Diese Verdichtung, die von den tiefen Theilen der

Fig. 500. Ein Stückchen des Gaumens eines Kalbsembryo mit dem rechten Zahnwalle. *a* Zahnwall, wesentlich aus einer Verdickung des Epithels bestehend; *b* tiefste Lagen des Epithels; *c* Rest des Schmelzkeimes mit dem Schmelzorgane *d*, *e*, *f* verbunden; *d* äussere Epithelschicht des Schmelzorganes; *d'* Epithelialsprossen desselben; *e* gallertiges Epithel des Schmelzorganes; *f* inneres Epithel des Schmelzorganes oder Schmelzmembran; *g* Zahnkeim; *h* erste Andeutung der festeren Bindegewebslage des Zahnsäckchens; *i* äusserste Theile der Schleimhaut, die z. Th. in die innere weiche Bindegewebsschicht des Zahnsäckchens sich umwandeln; *k* einzelne Knochenbalken der *Max. superior*. Vergr. 23.

Fig. 501. Der grösste Theil des linken Unterkiefers mit dem entsprechenden Zahnwalle und einem Zahnsäckchen. Von einem Kalbsembryo. 11½ mal vergr. *a—h* wie in Fig. 500; *s* secundärer Schmelzkeim. Unter dem Zahnsäckchen sieht man die Nerven und Gefässe im Kiefer.

Schleimhaut gegen die oberflächlichen fortschreitet, tritt jedoch nicht in unmittelbarer Nähe der Schmelzorgane, sondern erst in einer gewissen Entfernung von denselben auf, und bestehen die Säckchen, wenn angelegt, aus zwei Theilen, nämlich aus einer dünnen festen Wand und einem inneren, mehr lockeren Gewebe, das in seiner Dichtigkeit an die Gallerte des Schmelzorganes erinnert, jedoch den Bau gewöhnlichen lockeren embryonalen Bindegewebes besitzt. Diese Lage und die Zahnpapille, die offenbar gleichwerthig sind, sind auch die Träger der feineren Verästelungen der Gefässe der Zahnsäckchen, deren Endschlingen allerwärts im Umkreise des Schmelzorganes stehen, ohne jedoch, wie leicht begreiflich, irgendwo in dasselbe hinein zu reichen.

In eben geschilderter Weise ausgebildete Zahnsäckchen stehen immer noch, wie die Fig. 500 u. 501 darthun, durch ihre Schmelzorgane mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung, indem die Reste der Schmelzkeime durchaus nicht sofort vergehen, nachdem sie die Schmelzorgane erzeugt haben. Vielmehr kommt denselben, die Waldeyer »Hälse der Schmelzorgane« nennt, wie ich ermittelt habe, die wichtige Bedeutung zu, die Anlagen auch für die Schmelzorgane der bleibenden Zähne zu erzeugen, indem sie regelrecht neben den Zahnsäckchen besondere Fortsätze treiben, die ich die secundären Schmelzkeime nenne (Fig. 501 *s*). Dieselben finden sich immer in der Höhe der betreffenden Schmelzorgane und an der medialen Seite derselben, gehen nahe an der Verbindung des Restes der Schmelzkeime mit diesen ab und haben genau den Bau der tieferen Theile des ursprünglichen Schmelzkeimes. Die Umwandlung dieser Bildungen und der umgebenden Theile der *Mucosa* in die bleibenden Zahnsäckchen geht genau ebenso vor sich, wie bei den Schmelzkeimen der Milchzähne mit dem

Entwicklung der Säckchen der bleibenden Zähne.

Secundäre Schmelzkeime.

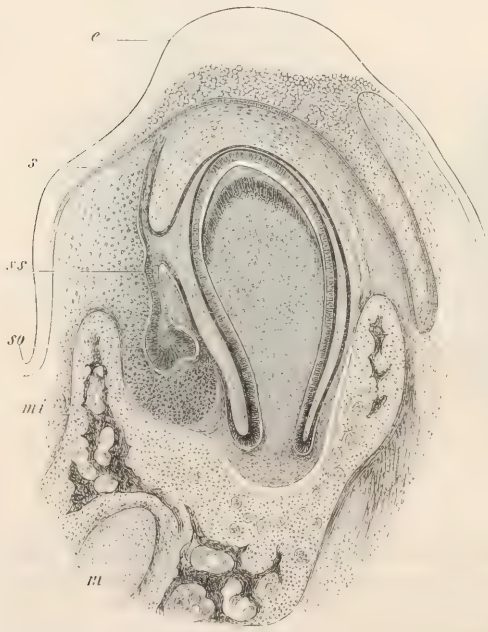


Fig. 502.

Fig. 502. Querschnitt durch den Unterkiefer und ein Milchzahnsäckchen des Embryo einer Katze, nach einem Präparate von Stieda. Vergr. 40. *e* Epithelialwulst des Kieferrandes; *ss* secundärer Schmelzkeim mit *so* dem secundären Schmelzorgane des bleibenden Zahnes als Wucherung von *s* dem primären Schmelzkeime; *mi Maxilla inferior*; *m Cartilago Meckelii*.

Unterschiede jedoch, dass die secundären Schmelzkeime untereinander nicht zusammenhängen und jeder Keim nur mit seinem Säckchen in Verbindung steht (Fig. 502), und will ich nur noch bemerken, dass die ausgebildeten Säckchen der bleibenden Zähne genau denselben Bau besitzen, wie die der Milchzähne.

Die letzten Veränderungen der Säckchen der Milchzähne habe ich auch nicht im Einzelnen verfolgt, und kann ich nur so viel sagen, dass auf jeden Fall die Reste der Schmelzkeime später vergehen und die Säckchen dann als ringsum geschlossene und von dem Epithel ganz getrennte Bildungen erscheinen (Fig. 492). Die Atrophie der Reste der Schmelzkeime führt übrigens nicht sofort zum gänzlichen Schwinden derselben, vielmehr ist leicht zu sehen, dass einzelne Theile derselben durch Umwandlung ihrer innersten Zellen eine eigenthümliche Veränderung erleiden und zu rundlichen Nestern verhornter Zellen sich umbilden, die manchmal ihre Verbindung mit den Schmelzkeimresten noch bewahren, während sie in andern Fällen ganz für sich im Innern der Schleimhaut zwischen den Zahnsäckchen und dem Epithel sich finden. — Aus dieser Darstellung geht somit hervor, dass die Zahnsäckchen der Säuger und des Menschen durch ein merkwürdiges Ineinandergreifen einer Epithelial- und Schleimhautwucherung sich entwickeln, in der Art, dass der Vorgang mit der Entwicklung der Hautdrüsen, oder noch besser der Haarbälge, eine nicht zu verkennende Uebereinstimmung darbietet. Es finden sich übrigens bei den einzelnen Gattungen der Säuger gewisse Verschiedenheiten untergeordneter Art mit Bezug auf die Gestalt der Zahnwälle, die Form der Schmelzkeime u. s. w., mit Bezug auf welche die unten angeführten Arbeiten zu vergleichen sind.

In Betreff der Entwicklung der Zahngewebe verweise ich auf die Handbücher der Gewebelehre.

Speicheldrüsen.

Die Speicheldrüsen entwickeln sich nach dem Typus der schon früher besprochenen Thränendrüsen und Milchdrüsen und sind anfangs nichts als cylindrische, am Ende leicht verbreiterte solide Sprossen der tieferen Epithelialschichten der Mundhöhle, welche von einer Mesodermaschicht, einer Fortsetzung der *Mucosa*, umgeben sind. Indem das Ende dieser Anlagen einige (5—10) Sprossen treibt, nehmen dieselben eine zierliche baumförmige Gestalt an und zugleich bildet sich im Stamme derselben, der zum Hauptausführungsgange sich gestaltet, eine Höhlung aus. Im weiteren Verlaufe wuchern diese einfachen Drüsenanlagen durch fortgesetzte Sprossenbildung an den Enden immer weiter, und gewinnen so nach und nach das spätere Ansehen. Während diess geschieht, bildet sich auch vom Hauptgange aus der innere Drüsenraum immer weiter, bis am Ende auch die letzten Theile sich aushöhlen und dann als Drüsenbläschen erscheinen. Somit beginnt auch hier wie bei den Hautdrüsen und den Thränendrüsen die Drüsenbildung mit einer soliden Wucherung des Epithels, welche, indem sie weiter wächst, eine besondere Bekleidung von der eigentlichen Schleimhaut erhält und dann mit dieser gemeinschaftlich die ganze Drüse darstellt. Von den einzelnen

Speicheldrüsen erscheint die *Submaxillaris* zuerst, dann die *Sublingualis* und in dritter Linie die *Parotis*, und zwar treten alle drei, verglichen mit den Hautdrüsen, in sehr früher Zeit, d. h. in der zweiten Hälfte des zweiten Monates auf und schreiten in ihrer Entwicklung auch ziemlich rasch voran, sodass sie im dritten Monate, die Grösse abgerechnet, schon ziemlich ausgebildet sind. Beim Kaninchen fand ich die ersten Anlagen der Speicheldrüsen bei Embryonen von 14 Tagen und fiel mir hier an der *Submaxillaris* die Mächtigkeit der Faserschicht auf, welche bei einer Drüsenanlage von 0,99 mm Länge, die noch keine Seitensprossen hatte, am Ende 0,25 mm dick war (Fig. 491).

Schleimdrusen der Mundhohle.

In Betreff der Entwicklung der übrigen Drüsen und drüsenartigen Organe der Mundhöhle habe ich vor langer Zeit (Mikr. Anat. II. 2., Entwickl., Erste Auflage) zuerst einige Angaben gebracht, die durch neuere Untersuchungen ergänzt wurden. Die Schleimdrüsen dieser Theile (der Lippen, der Zunge, des Gaumens u. s. w.) werden in einer viel späteren Zeit angelegt als die Speicheldrüsen und zwar erst im vierten Monate; abgesehen hiervon stimmen dieselben aber vollkommen mit den grösseren Drüsen der Mundhöhle überein und habe ich mich an den Lippen- und Zungendrüsen auf's bestimmteste überzeugt, dass dieselben in ihren ersten Anfängen nichts als einfache solide Sprossen der tieferen Epithelialschichten sind. — Bemerkenswerth ist die zierliche Gestalt der noch wenig entwickelten Lippendrüsen, indem der Drüsenkörper eine runde Masse darstellt, in der, umschlossen von einer derben Faserhaut, eine zierliche Rosette von acht bis zehn birnförmigen soliden Drüsenkölbchen enthalten ist, welche alle unmittelbar am Ende des hohlen Ausführungsganges anzusitzen scheinen.

Tonsillen.

Die Tonsillen treten im vierten Monate auf in Gestalt einer einfachen Spalte oder spaltenförmigen Ausbuchtung der Schleimhaut jeder Seite, die in Einer Linie mit der Ausmündung der Eustachischen Trompete oder eher noch etwas weiter dorsalwärts (über derselben) liegt als diese. Im fünften Monate ist jede Tonsille ein plattes Säckchen mit spaltenförmiger Oeffnung und einigen kleinen Nebenhöhlen, dessen mediale Wand fast wie eine Klappe erscheint. Die laterale Wand und der Grund des Säckchens sind schon bedeutend verdickt und zeigt die mikroskopische Untersuchung, dass hier im Bindegewebe der Schleimhaut eine reichliche Ablagerung von zelligen Elementen stattgefunden hat, welche jedoch um diese Zeit noch als eine ganz continuirliche erscheint und nicht in besonderen Follikeln enthalten ist. Auch im sechsten Monate sieht man von Follikeln noch nichts Bestimmtes, dagegen sind dieselben bei Neugeborenen und ausgetragenen Früchten in der Regel sehr deutlich und kommen dieselben unstreitig einfach dadurch zu

Stande, dass später die durch reichliche Zelleninfiltration verdickte Schleimhaut durch stärkere Bindegewebszüge in einzelne Abtheilungen gebracht wird.

Schleimbälge der Zunge.

In ähnlicher Weise wie die Tonsillen bilden sich auch die Schleimbälge der Zungenwurzel, nur dass hier die Schleimhautaussackung aus ihrem Grunde auch eine gewöhnliche traubenförmige Drüse entwickelt. Die Einzelnheiten habe ich jedoch bei diesen Organen nicht verfolgt und kann ich nur noch das mittheilen, dass dieselben, ebenso wie die von mir sogenannte Pharynxtonsille, bei reifen Embryonen in der Regel sehr gut entwickelt sind und auch deutliche Follikel besitzen.

Hypophysistasche.

Der Vollständigkeit halber sei hier auch noch einmal der Ausstülpung der Mundhöhlenschleimhaut gedacht, die zum vorderen Lappen des Hirnanhanges sich gestaltet. Als Ergänzung der früher (S. 527 und folgende) gegebenen Schilderungen füge ich hier bei, dass mir bei vor kurzem untersuchten Kaninchenembryonen von 10 und 11 Tagen auffiel, dass die vordere Wand der Hypophysentasche ein viel dünneres Epithel besass als die hintere Wand, allwo dasselbe jedoch auch nicht mehr als 21 μ betrug. Ferner habe ich nun auch an medialen Sagittalschnitten etwas gesehen, was mir früher nicht zu Gesicht gekommen war, nämlich eine scheinbare Verbindung des Chordaendes mit der Hypophysentasche. In Einem Falle ging die Chorda in der Basis des mittleren Schädelbalkens gebogen auf die hintere Wand der Tasche zu und schien mit einem zapfenförmigen Auswuchse derselben von 56 μ sich zu verbinden, doch verhinderte gerade an der kritischen Stelle ein kleiner Riss eine bestimmte Einsicht. Ein zweites untadeliges Präparat zeigte denselben zapfenförmigen Vorsprung der Hypophysentasche und die 22 μ breite Chorda scheinbar in Verbindung mit demselben, doch war auch hier eine Lücke von 1,9 μ zwischen beiden Theilen. Ausserdem sandte die Chorda nahe am vordersten Ende einen kegelförmigen Ausläufer von 60 μ in der Richtung des mittleren Schädelbalkens aufwärts.

Nebentasche der Hypophysisausstülpung.

Ferner zeigte sich bei denselben Embryonen die neulich von A. Seessel beim Hühnchen beschriebene hintere Nebentasche (l. i. c.). Dieselbe war trichterförmig von Gestalt, besass bei einer Tiefe von 64—84 μ einen Eingang von 70 μ und hatte im Grunde ein auffallend dickes cylindrisches Epithel von 32 μ. Ob diese Ausstülpung irgend welche Beziehung zu einer späteren Bildung hat, vermag ich vorläufig nicht zu sagen. (Seessel deutet an, es könnte dieselbe vielleicht die Anlage der von mir beschriebenen Pharynxtonsille sein (s. Mikr. Anat. II. 2, S. 125).) Dagegen habe ich ermittelt, dass dieselbe aus dem vordersten Ende des Pharynx hervorgeht und schon vor dem Durchreissen der Rachenhaut

deutlich ist, wie denn auch meine Fig. 222 dieselbe darstellt. Ich kann diess um so sicherer behaupten, als ich jetzt bei Kaninchenembryonen von 10 Tagen die Rachenhaut zu einer Zeit noch getroffen habe, in welcher die Hypophysisausstülpung schon in einer Länge von 0,18 mm vorhanden war und da zeigte sich, dass die Rachenhaut gerade von der Leiste zwischen der Hypophysistasche und der Seessel'schen Ausstülpung ausgeht und von da zur Mitte der oberen Fläche des ersten Kiemenbogens sich begibt. An Querschnitten fand ich an solchen Embryonen die Mundbucht 0,135 mm tief und die Rachenhaut 0,108 mm breit und 16—32 μ dick.

Schlund. Als Schlund kann der Theil des embryonalen Mitteldarmes bezeichnet werden, der an seinen Seiten die vier Schlundspalten und Kiemenbogen und in seiner Vorderwand das Herz trägt, welcher Theil des Darmes, wie die Längsschnitte Figg. 65 und 222 lehren, beim Hühnchen und beim Säugethiere anfänglich fast ganz am Kopfe liegt. Querschnitte dieses Darmstückes sind in früheren §§ viele abgebildet worden und wiederhole ich hier 3 vom Hühnchen, welche die vordere, mittlere und

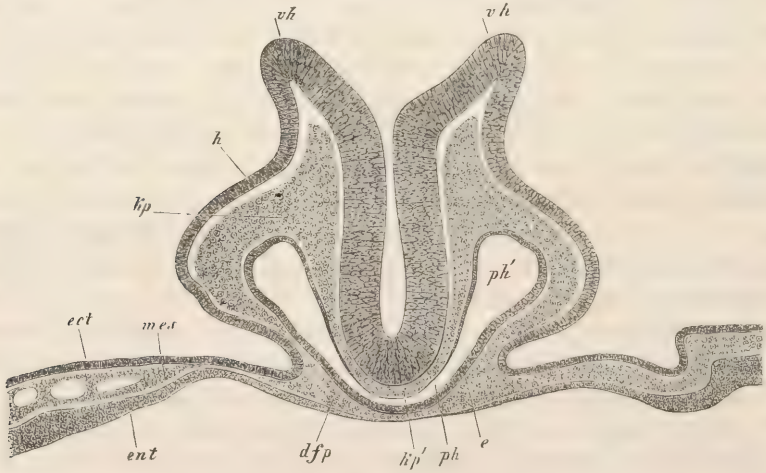


Fig. 503.

Fig. 503. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (No. XXb). Vergr. 100mal. *vh* Weit klaffende Ränder des Vorderhirns (offene Rückenfurche des Kopfes); *h* Hornblatt seitlich am Kopfe; *kp* mittleres Keimblatt oder Kopfplatten (Urwirbelplatten des Kopfes) seitlich am Medullarrohre; *kp'* dieselben unter dem Hirn an der Schädelbasis ohne Chorda; *ph* mittlerer spaltenförmiger Theil des Vorderdarmes (Pharynx); *ph'* seitlicher weiterer Theil; *dfp* vordere Schlundwand oder Darmfaserplatte des Schlundes (Schlundplatte); *e* Schlundepithel; *ect*, *mes*, *ent* die drei Keimblätter in der *Area opaca* neben dem Kopfe.

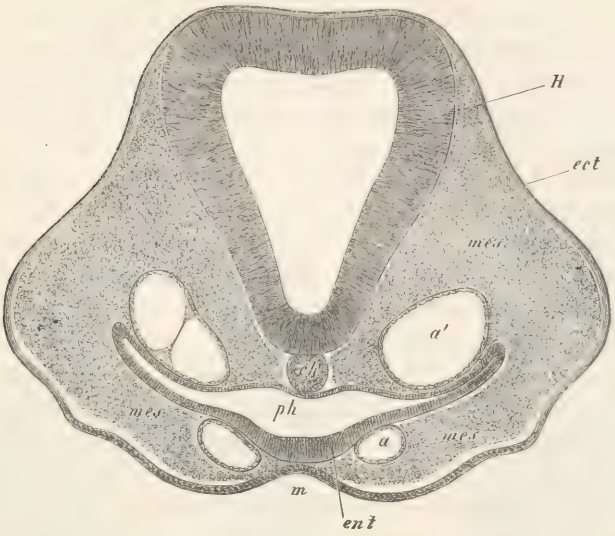


Fig. 504.

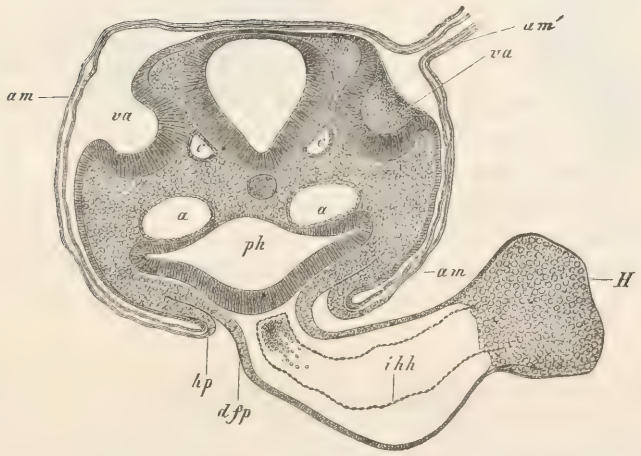


Fig. 505.

Fig. 504. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo Nr. XI 101mal vergr. *H* Gehirn (2. Blase); *ch* Chorda; *a* ein Aortenbogen; *a' Aorta descendens*; *ph* Schlund; *m* Mundbucht; *ect* Ectoderma; *ent* Entoderma; *mes* Mesoderma.

Fig. 505. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der 2. Hälfte des 2. Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal. *Am* Amnion mit seinen zwei Lamellen; *am'* Amnionnaht, nicht ganz ausgezeichnet auf der rechten Seite des Kopfes gelegen; *va* Gehörgruben weit offen; *a Aortae descendentes*; *c* Wurzel der *Vena cerebralis inferior*; *hp* Hauptplatte der seitlichen Leibeswand in das Amnion übergehend; *ph* Pharynx; *dfp* Darmfaserplatte des Schlundes in die äussere Herzhaut übergehend und ein hinteres Herzgekröse darstellend; *H* Herz; *ihh* innere Herzhaut (Endothel).

hintere Gegend desselben darstellen. Aus allen diesen Abbildungen ergibt sich, dass der Schlund sehr breit und in der Richtung von vorn nach hinten abgeplattet ist, sowie dass das denselben auskleidende Entoderma am vorderen Ende (Fig. 222) und an der ventralen Wand dicker ist. Eine besondere Erscheinung ist auch die, dass der Schlund anfänglich mit Ausnahme der Stellen, wo er an die Halshöhle oder Parietalhöhle des Halses angrenzt (s. Figg. 82, 83, 212—216) und einen Beleg von der Darmfaserplatte erhält, keine besondere Umhüllung vom mittleren Keimblatte besitzt, sondern mit seinem Entoderma einfach der Chorda, den Urwirbelplatten des Kopfes, den Kiemenbogen und z. Th. auch unmittelbar den Aortenbogen anliegt (Fig. 503, 504). Die Art und Weise, wie die spätere mesodermatische Hülle des Schlundes oder seine *Mucosa* entsteht, ist von mir früher als einfache Ablösung einer Schicht des mittleren Keimblattes aufgefasst worden (Erste Aufl. S. 359), nun zeigen aber neuere Untersuchungen von Götte (No. 106, S. 28), dass eine solche Abspaltung wohl für den seitlichen Theil der hinteren Schlundwand, nicht aber für die hintere Mittellinie Geltung hat, woselbst die Faserwand des Schlundes durch ein Hervorwachsen der seitlichen Theile derselben, nach Art der Mittelplatten am übrigen Darme, zu Stande kommt.

Speiseröhre. Das Endstück des von mir sogenannten Anfangsdarmes oder die Speiseröhre ist, wie der Schlund, von Anfang an ein äusserst kurzer Abschnitt und bleibt länger so als der Schlund. Erst mit der Streckung des Embryo und der Ausbildung der bleibenden Brustwand entwickelt sich auch dieser Theil mehr und nimmt Verhältnisse an, die von den bleibenden nicht mehr wesentlich sich unterscheiden. Auch dieses Darmstück hat ursprünglich keine besondere Wand an der hinteren Seite und gewinnt dieselbe erst später in der vorhin angegebenen Weise.

§ 56.

Mitteldarm und Enddarm.

Mitteldarm. Der eigentliche Mitteldarm ist derjenige Theil des Urdarmes, der am längsten im Zustande einer Halbrinne verweilt und am spätesten vom Dottersacke sich abschnürt, doch gehen auch diese Vorgänge beim Menschen sehr schnell vor sich und muss man bis zum Anfange der 3. Woche zurückgehen, um den Darm noch in diesem Stadium zu finden, von welchem bis jetzt keine andere als die berühmte Zeichnung von Coste vorliegt. Nur wenig ältere Embryonen, wie diejenigen der Figg. 234 u. 235, zeigen den Darm bis auf die Stelle, mit welcher der Dottergang sich verbindet, bereits geschlossen. Von einem Hundeembryo zeigt die

Fig. 508 und 509 den Darm bis auf die Gegend des Dünndarmes geschlossen, hier jedoch noch in weiter Verbindung mit dem Dottersack.

An Querschnitten ist die allmälige Ausbildung des Darmrohres beim Hühnchen und bei Säugern leicht zu verfolgen und stelle ich der Ueber-

Fig. 506.

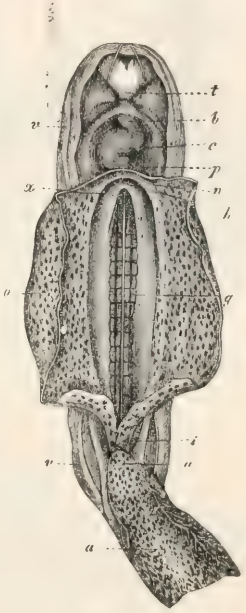


Fig. 507.

sicht halber hier die wichtigsten der früher gegebenen Abbildungen zusammen. Fig. 510 zeigt ein frühes Stadium des rinnenförmigen Darmes,

Fig. 506. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergr. dargestellt. *b* Aorta; *c* Herz; *d* Rand der weiten Bauchöffnung; *e* Oesophagus; *f* Kiemenbogen; *i* Hinterdarm; *m Art. omphalo-mesenterica*; *n Vena omphalo-mesenterica*; *o* Dottersack, dessen Gefässe nicht ausgezeichnet sind; *u* Stiel der Allantois (*Urachus*); *a* Allantois mit deutlichen Gefässen, als kurzer Nabelstrang, zum Chorion *ch* gehend; *v* Amnion; *ah* Amnionhöhle.

Fig. 507. Derselbe Embryo von vorn stärker vergrössert, mit geöffnetem und grösstentheils entferntem Dottersacke. *a* Allantois, hier schon Nabelstrang; *u Urachus* oder Stiel derselben; *i* Hinterdarm; *v* Amnion; *o* Dottersack oder Nabelblase; *g* primitive Aorten, unter den Urwirbeln gelegen; die weisse Linie ist die Trennungslinie zwischen beiden Gefässen; *x* Ausmündung des Vorderdarms in den Dottersack; *h* Stelle, wo die *Vena umbilicalis* und die *Venae omphalo-mesentericae n* zusammentreffen, um ins Herz einzumünden; *p* Pericardialhöhle; *c* Herz; *b* Aorta; *t* Stirnfortsatz.

der in der Mitte von der Chorda und vor den Aorten noch einzig und allein aus dem Entoderma besteht und nur ganz seitlich bei *mp* die erste Andeutung der gegen die Mittellinie verwachsenden Mittelplatten oder Gekrösplatten des Mesoderma zeigt. In Fig. 511 sind diese Mittelplatten und die angrenzenden Theile der Darmfaserplatten schon weit unter den Aorten, die mittlerweile auch einander entgegengerückt sind, vorgetreten und zugleich die Darmrinne tiefer

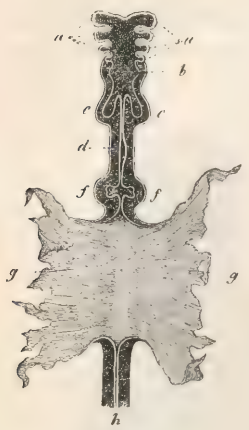


Fig. 508.

Fig. 509.

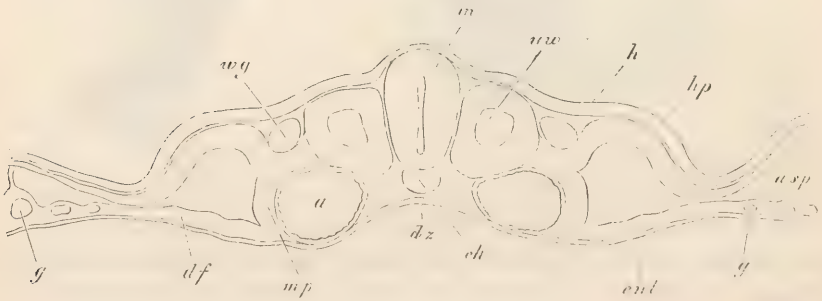


Fig. 510.

Fig. 508. Darm des in Fig. 176 dargestellten Hundeembryo von unten vergr. dargestellt. Nach Bischoff. *a* Kiemen- oder Visceralbogen; *b* Schlund- und Kehlkopfanlage; *c* Lungen; *d* Magen; *f* Leber; *g* Wände des Dottersacks, in den der mittlere Theil des Darmes noch weit übergeht; *h* Enddarm.

Fig. 509. Derselbe Darm von der Seite gesehen. *a* Lungen; *b* Magen; *c* Leber; *d* Dottersack; *e* Enddarm.

Fig. 510. Querschnitt durch einen hinteren Urwirbel des Embryo der Fig. 86. Vergr. 78mal. *m* Medullarrohr; *h* Hornblatt; *uwp* Urwirbelplatte; *hp* Hautplatte; *pp* Bauchhöhle; *df* Darmfaserplatte; *ch* Chorda; *Ent* Entoderma; *a Aorta descendens*; *g* Gefässe in der *Area pellucida*; *uw* Urwirbel; *wg* Wolff'scher Gang; *dr* Darmrinne; *mp* Mittelplatte; *asp* Spalte, die mit der Bildung des Amnions zusammenhängt.

und in Fig. 512 sieht man die Mittelplatten bereits hinter der Darmrinne mit einander in der Darmnaht von Wolff, besser Gekrösnaht ge-

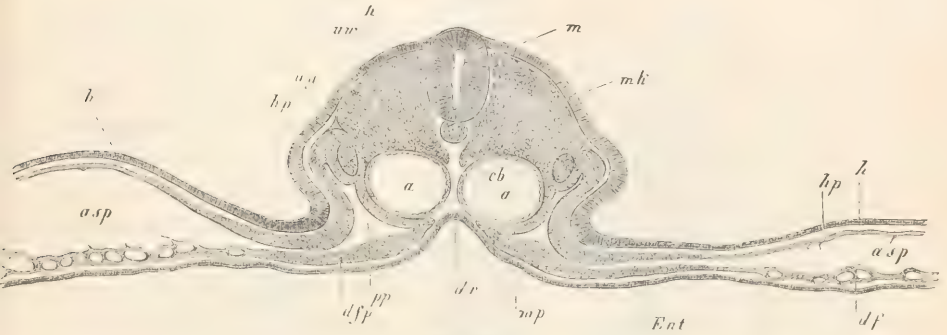


Fig. 511.

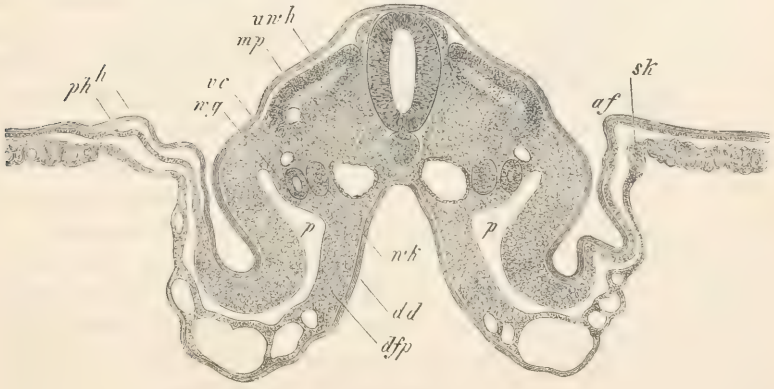


Fig. 512.

Fig. 511. Querschnitt durch einen vorderen Urwirbel des Embryo der Figg. 86 und 87. (Schnitt No. 16.) *m* Medullarrohr; *h* Hornblatt; *uwp* Urwirbelplatte; *hp* Hautplatte; *pp* Bauchhöhle; *df* Darmfaserplatte; *ch* Chorda; *Ent* Entoderma; *a Aorta descendens*; *g* Gefässe in der *Area pellucida*; *uw* Urwirbel; *wg* Wolff'scher Gang; *dr* Darmrinne; *mp* Mittelplatte; *asp* Spalte, die mit der Bildung des Amnion zusammenhängt.

Fig. 512. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Hühnerembryo vom 3. Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40mal. *Af* Amnionfalte; *Sk* Seitenkappe; *mp* Muskelplatte; *dr* Darmrinne; *vc Vena cardinalis*; *wg* Wolff'scher Gang; *wk* Wolff'sche Drüse; *p* Peritonealhöhle; *h* Hornblatt; *dd* Darmdrüsenblatt; *dfp* Darmfaserplatte; *uwh* Rest der Urwirbelhöhle.

heissen, zusammengestossen. Die Fig. 513 endlich zeigt die Nahtstelle auch noch in eine besondere Platte, das Gekröse, ausgezogen und den Darm fast ganz geschlossen. Mit Bezug auf diesen Verschluss ist übrigens noch zu bemerken, dass der Darm an seiner ventralen Seite nicht durch eine Naht verwächst, sondern genau in derselben Weise, concentrisch vorschreitend, sich verengert und endlich abschnürt, wie das Amnion der Säuger und die Bauchwand.

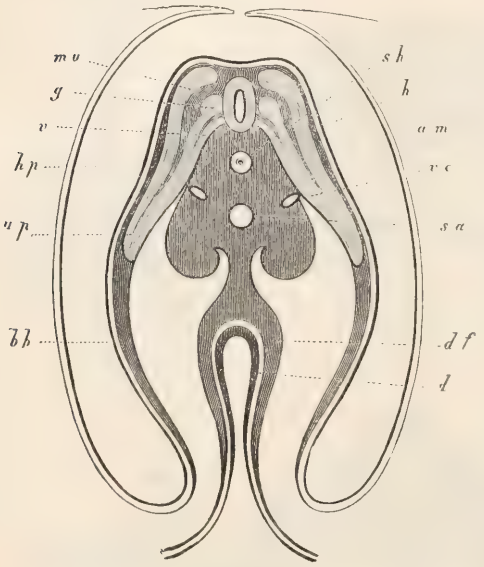


Fig. 513.

Der eben gebildete Mitteldarm ist anfänglich ganz gerade und bietet auch überall denselben Durchmesser dar, mit der einzigen Ausnahme des Magens, der schon vor der gänzlichen Abschnürung als kleine Erweiterung sich darstellt (Figg. 508, 509). Während nun der Magen weiter sich ausbildet, zieht sich zugleich der darauffolgende Theil, der die Anlage des Dünndarmes und Dickdarmes darstellt, schleifenförmig aus. Der Magen ist anfänglich nichts als ein einfacher, spindelförmiger, in der Mittellinie des Körpers gelegener gerader Schlauch, der durch ein von seiner hinteren Fläche ausgehendes kurzes Gekröse, das *Mesogastrium* von J. Müller, befestigt ist; bald aber dreht sich der Magen so, dass seine linke Fläche nach vorn und seine rechte Seite mehr nach hinten zu liegen kommt, nimmt zugleich eine etwas schiefe Stellung an und beginnt an seinem ursprünglich nach hinten gelegenen Rande die erste Andeutung des Blindsacks

Magen.

Mesogastrium.

Fig. 513. Querschnitt durch den Rumpf eines 5tägigen Embryo in der Nabelgegend. Nach Remak. *s h* Scheide der Chorda; *h* Hornblatt; *a m* Amnion, fast geschlossen; *s a* secundäre Aorta; *v c Venae cardinales*; *m u* Muskelplatte; *g* Spinalganglion; *v* vordere Nervenwurzel; *h p* Hautplatte; *u p* Fortsetzung der Urwirbel in die Bauchwand (Urwirbelplatte Remak, Visceralplatte Reichert); *b h* primitive Bauchwand aus der Hautplatte und dem Hornblatt bestehend; *d f* Darmfaserplatte; *d* Darmdrüsenblatt, beide hier, wo der Darm im Verschlusse begriffen ist, verdickt. Die Masse um die Chorda ist der in Bildung begriffene Wirbelkörper, die vor den Gefässen enthält in den seitlichen Wülsten die Urnieren und setzt sich in der Mitte ins Gekröse fort.

hervorzutreiben. Die Fig. 515 zeigt den Magen eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo beiläufig aus diesem Stadium. Die grosse

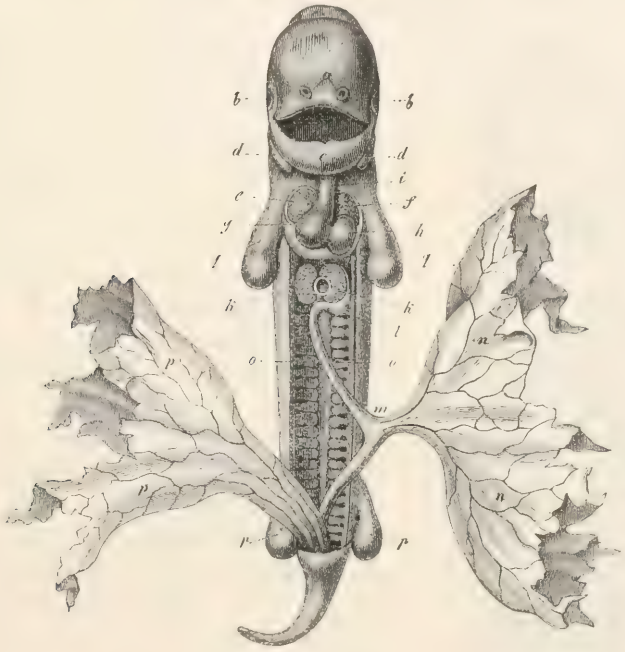


Fig. 514.

Curvatur, die derselbe schon deutlich erkennen lässt, ist der Theil des Organes, welcher ursprünglich nach hinten gegen die Wirbelsäule gerichtet war und von welchem das *Mesogastrium* ausging. Dieses Magengekröse, obschon in der Fig. 515 nicht dargestellt, ist noch vorhanden, erscheint aber jetzt nicht mehr als eine senkrechte, hinter dem Magen gelegene Platte mit einer rechten und linken Fläche, vielmehr ist das-

Fig. 514. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergrössert, von vorn und gestreckt. Die vordere Bauchwand ist theils entfernt, theils nicht dargestellt, so dass die Bauchhöhle viel weiter offen steht, als sie in dieser Zeit sich findet und das Herz bloszuliegen scheint. *a* Nasengruben; *b* Augen; *c* Unterkiefer (erster Kiemenbogen); *d* zweiter Kiemenbogen; *e* rechtes, *f* linkes Herzohr; *g* rechte, *h* linke Kammer; *i* Aorta; *k* Leberlappen mit dem Lumen der *Vena omphalo-mesenterica* dazwischen; *l* Magen; *m* Darm, durch einen kurzen engen Dottergang mit dem Dottersacke *n* verbunden, hier schon mit einem Gekröse versehen, das aber nicht dargestellt ist, und eine vortretende Schleife bildend; *o* Wolff'sche Körper; *pp* Allantois; *q* vordere, *r* hintere Extremitäten. Nach Bischoff.

selbe in Folge der Axendrehung des Magens wie nach unten und links ausgezogen, sodass es seine Flächen nun vorzüglich nach vorn und hinten wendet und mit dem Magen zusammen einen spaltenförmigen Raum begrenzt, der durch eine in der Gegend der kleinen Curvatur gelegene Spalte in die Bauchhöhle sich öffnet. Diese kleine Curvatur, die in der Fig. 515 in einer primitiven Form auch schon sich erkennen lässt, ist nichts als der anfänglich vordere Rand des Magens, der mit der Drehung desselben nach oben und rechts zu liegen kommt. Dieselbe ist übrigens nicht frei, wie die Abbildung glauben machen könnte, vielmehr geht von derselben aus eine kurze Platte zu der in der Entwicklung schon sehr vorgeschrittenen, aber nicht dargestellten Leber und unter dieser Platte erst, die die Anlage des kleinen Netzes ist, befindet sich der Eingang in den vorhin genannten Raum hinter dem Magen, der nichts anderes als der Netzbeutel, *Bursa omentalis*, ist. Das *Mesogastrium* ist nämlich allerdings nichts als das grosse Netz, und ist diese seine Bedeutung in einer nur wenig späteren Zeit, in der es durch fortgesetztes Wachsthum eine über die grosse Curvatur nach unten hervorragende kleine Falte bildet, nicht zu verkennen. Es ist übrigens für einmal nicht möglich, das grosse Netz weiter zu verfolgen und haben

Bursa omentalis.

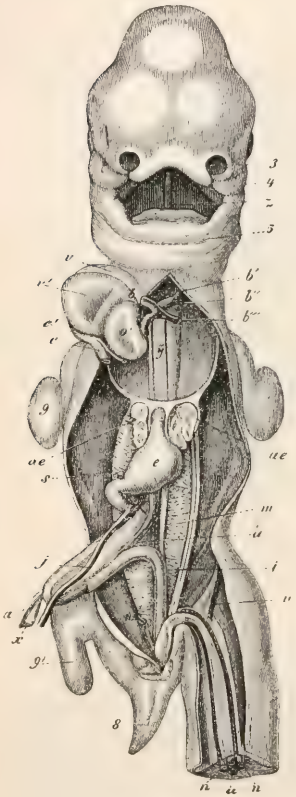


Fig. 515.

Fig. 515. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste; 3 linker äusserer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b Bulbus aortae; b'* erster bleibender Aortenbogen, der zur *Aorta ascendens* wird; *b''* zweiter Aortenbogen, der den *Arcus aortae* gibt; *b'''* dritter Aortenbogen oder *Ductus Botalli; y* die beiden Fäden rechts und links von diesem Buchstaben sind die eben sich entwickelnden Lungenarterien; *c'* gemeinsamer Venensinus des Herzens; *c* Stamm der *Cava superior* und *Azygos dextra; c''* Stamm der *Cava sup.* und *Azygos sinistra; o'* linkes Herzohr; *v* rechte, *v'* linke Kammer; *ae* Lungen; *e* Magen; *j Vena omphalo-mesenterica sinistra; s* Fortsetzung derselben hinter dem *Pylorus*, die später Stamm der Pfortader wird; *x* Dottergang; *a Art. omphalo-mesenterica dextra; m* Wolff'scher Körper; *i* Enddarm; *n Arteria umbilicalis; u Vena umbilicalis;* 8 Schwanz; 9 vordere, 9' hintere Extremität. Die Leber ist entfernt.

wir vorerst noch die ersten Entwicklungszustände des übrigen Mitteldarms ins Auge zu fassen.

Ein erstes auf den Magen folgendes kleines Stück des Darms entwickelt nie ein vollständigeres Gekröse und behält daher seine ursprüng- *Duodenum.*

Fig. 516.

liche Lage vor der Wirbelsäule mit der Aenderung jedoch, dass dieser Abschnitt oder das *Duodenum* im Zusammenhange mit der Schiefrichtung des Magens ebenfalls eine mehr quere Stellung einnimmt, dann auf eine kurze Strecke abwärts läuft und endlich mit einer rechtwinkligen Knickung in den übrigen Mitteldarm übergeht (Fig. 515). Der übrige Eigentlicher Mitteldarm.

Fig. 516. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergrössert, von vorn und gestreckt. Die vordere Bauchwand ist theils entfernt, theils nicht dargestellt, so dass die Bauchhöhle viel weiter offen steht, als sie in dieser Zeit sich findet und das Herz bloszuliegen scheint. *a* Nasengruben; *b* Augen; *c* Unterkiefer (erster Kiemenbogen); *d* zweiter Kiemenbogen; *e* rechtes, *f* linkes Herzohr; *g* rechte, *h* linke Kammer; *i* Aorta; *k* Leberlappen mit dem Lumen der *Vena omphalo-mesenterica* dazwischen; *l* Magen; *m* Darm, durch einen kurzen engen Dottergang mit dem Dottersacke *n* verbunden, hier schon mit einem Gekröse versehen, das aber nicht dargestellt ist, und eine vortretende Schleife bildend; *o* Wolff'sche Körper; *pp* Allantois; *q* vordere, *r* hintere Extremitäten. Nach Bischoff.

grössere Abschnitt des Mitteldarms oder der Darm im engeren Sinne bildet, wie schon angegeben, sehr früh eine Schleife mit nach vorn gerichteter Convexität und entwickelt an seinem hinteren Rande ein Gekröse. Ist diese Schleife, von deren Höhe der Dottergang ausgeht, nur einigermassen entwickelt, so tritt dieselbe mit ihrem Scheitel in den Nabelstrang ein, während zugleich die beiden Schenkel derselben, die wir als vorderen und hinteren bezeichnen wollen, nahe aneinander sich legen. Dieser Zustand, den die Fig. 515 versinnlicht, in welcher die Darmschleife aus dem Nabelstrange herausgezogen und auf die rechte Seite gelegt ist, tritt beim Menschen im Anfange des zweiten Monates ein und bleibt dieser normale Nabelbruch, wie man denselben nennen könnte, bis in den Anfang des dritten Monates bestehen, in welchem erst mit der Verengerung des Nabels und der vollkommenen Verschliessung des Bauches der Darm wieder in die Unterleibshöhle zurücktritt. So lange der Darm mit der erwähnten Schleife im Nabelstrange liegt, zeigt dieser übrigens zur Aufnahme derselben eine besondere kleine Höhle, welche vor den Nabelgefässen ihre Lage hat und mit der Bauchhöhle zusammenhängt, welcher letztere Umstand nicht befremden kann, wenn man bedenkt, dass die Scheide des Nabelstranges die Fortsetzung der Bauchhaut des Embryo ist (siehe oben § 27).

Drehung der Schleife des Mitteldarmes.

Während die besagte Schleife des Mitteldarmes theilweise im Nabelstrange liegt, bleibt dieselbe nicht lange in ihren ursprünglichen einfachen Verhältnissen bestehen, vielmehr erleidet dieselbe bald einige wesentliche Veränderungen, die für die Auffassung der späteren Zustände von grosser Wichtigkeit sind. Das erste ist das Auftreten einer kleinen Anschwellung an dem hinteren Schenkel der Schleife in geringer Entfernung von dem Scheitel derselben, die bald einen kleinen stumpfen Anhang treibt, der in der Fig. 515 dargestellt, jedoch nicht weiter bezeichnet ist. Dieser Anhang ist die Anlage des *Coecum* mit dem *Processus vermicularis* und ergibt sich mit dem Erscheinen desselben deutlich und klar, dass auch vom hinteren Schenkel der Schleife noch ein Theil zur Bildung des Dünndarms verwendet wird, so wie dass der Dottergang oder der *Ductus omphalo-mesentericus*, der, so lange er erhalten ist, vom Scheitel der Schleife abgeht, mit dem Theile des Dünndarms verbunden ist, der später als *Ileum* erscheint. Kurze Zeit nachdem diese Trennung von Dünndarm und Dickdarm deutlich geworden ist, was in der sechsten Woche geschieht, beginnt eine Drehung der beiden Schenkel der Darmschleife um einander, so dass der hintere Schenkel erst nach rechts und dann über den anderen zu liegen kommt, von welchen Verhältnissen die halbschematische Fig. 517 eine Anschauung gibt. Zugleich mit dieser Drehung treten auch in der siebenten Woche die ersten Windungen am

Dünndarme auf, welche, am Ende desselben und der Höhe der Schleife beginnend, bald soweit zunehmen, dass schon in der achten Woche ein kleiner, rundlicher Knäuel von fünf bis sechs Windungen im Nabelstrange drin liegt. Im dritten Monate bilden sich nun die besprochene Drehung und die Windungen noch mehr aus, während zugleich der Dickdarm sich verlängert und der Darm wieder in die Unterleibshöhle eintritt und stellt sich dann bald ein Verhältniss her, wie es das Schema Fig. 517 und die naturgetreue Abbildung Fig. 518 widergibt. Der Dickdarm bildet nun eine grosse Schleife, die bis an den Magen reicht und dort vom grossen Netz (*o m*) bedeckt ist. An derselben unterscheidet man ein gut ausgebildetes *Colon descendens*, ein kürzeres *Colon transversum*, das kaum über die Mittellinie reicht und ein kleines, wie das spätere *Colon ascendens* gelagertes Stück, dessen *Coecum* (*c*) fast genau in der Mittellinie steht. Das *Mesocolon*, das überall gut entwickelt ist, hat sich in Folge der Drehung der ursprünglichen Darmschleife über den Anfang des Dünndarms gelegt, mit dem es dann später verwächst, und was den Dünndarm anlangt, so liegt derselbe nun mit schon zahlreicheren Windungen theils in der Concavität des Dickdarmbogens, theils nach rechts vom *Colon ascendens*.

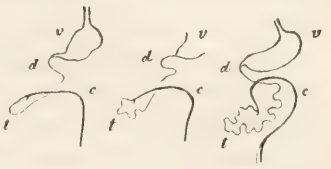


Fig. 517.

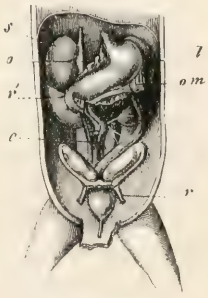


Fig. 518.

Sind einmal diese Verhältnisse begriffen, so bietet das Weitere keine Schwierigkeiten mehr. Durch fortgesetztes Längenwachsthum rückt der Dickdarm immer mehr an seine spätere Stelle, doch dauert es lange bis das *Colon ascendens* vollkommen ausgebildet ist. Will man die Verhältnisse ganz genau bezeichnen, so hat man zu sagen, dass im vierten und fünften Monate das *Colon ascendens* noch ganz fehlt, indem um diese Zeit das *Coecum* im rechten *Hypochondrium* unter der Leber seine Lage hat und unmittelbar in den Quergrimmdarm übergeht. Es wird nämlich das scheinbare *Colon ascendens* des dritten Monates später zur Vervollständigung des *Colon*

Fig. 517. Drei halbschematische Abbildungen zur Darstellung der Drehung des Dickdarms um den Dünndarm. *v* Magen; *d Duodenum*; *l* Dünndarm; *c* Dickdarm.

Fig. 518. Ein Theil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr. *s* Nebenniere; *o* kleines Netz; *r'* Niere; *l* Milz; *o m* grosses Netz; *c Coecum*; *r Lig. uteri rotundum*. Ausserdem sieht man Blase, *Urachus*, *Ovarium*, *Tuba*, Uterusanlage, Magen, *Duodenum*, *Colon*.

transversum benutzt und rückt das *Colon* erst in der zweiten Hälfte des Embryonallebens gegen die *Fossa iliaca dextra* herab. Die weitere Entwicklung des *Colon* anlangend, so ist zu bemerken, dass die *Haustra* und *Ligamenta coli* erst im siebenten Monate deutlich werden, sowie, dass das *Colon descendens* mit dem Wachsthume der Theile das vollständige Gekröse, das es ursprünglich besitzt, dadurch einbüsst, dass dieses nicht in gleichem Maasse wie die übrigen Theile wächst. *Coecum* und *Processus vermicularis* stellen lange Zeit einen einzigen, verhältnissmässig grossen, blinden Anhang des Darms dar, dessen Ende erst spät zurückbleibt und dann zum wurmförmigen Anhange sich gestaltet. — Der Dünndarm zeigt weiter nichts Bemerkenswerthes als dass seine Schlingen durch fortgesetztes Längenwachsthum sich vermehren und endlich ganz in die Concavität des *Colon* zu liegen kommen.

Ueberblicken wir nun noch einmal Alles über die Entwicklung des Mitteldarmes im engeren Sinne Bemerkte, so ergibt sich, dass die eigenthümliche Stellung der dünnen zu den dicken Gedärmen beim Menschen (und ebenso bei vielen Säugern) wesentlich von der Drehung abhängt, welche die Schenkel der primitiven Darmschleife in früher Zeit um einander beschreiben und wirft sich von selbst die Frage auf, woher diese Drehung abhängt. An rein mechanische Momente hat man hier sicherlich nicht zu denken und obwohl es ziemlich nahe liegt, die Drehung der Nabelschnur, die auch meist von links nach rechts geht, ins Auge zu fassen, so bin ich doch für einmal nicht Willens zu behaupten, dass diese Drehung auch nur bei der ersten Entstehung der Drehung der Darmschleife wirklich eine wesentliche Rolle spiele, indem das ganze Phänomen auch durch eigenthümliche Wachsthumserscheinungen seine Erklärung finden kann. Eine bestimmte Antwort auf die gestellte Frage ist für einmal nicht möglich und haben wir uns damit zu begnügen, die Aufmerksamkeit auch auf diesen Punct gelenkt zu haben.

Bauchfell. Wir wenden uns nun zur Schilderung der Entwicklung des Bauchfelles und der Netze. Das Bauchfell hat keine primitive Lage des Keimes als Ausgangspunct, vielmehr bildet sich dasselbe erst nach der Entwicklung der Bauchhöhle an den der Höhle zugewendeten Oberflächen der Bauchwände und Eingeweide. Die Figuren 124 und 125 zeigen, dass beim Hühnerembryo vom dritten Tage zur Zeit, wo die Bauchhöhle auftritt, vom *Peritonaeum* noch keine Spur zu sehen ist, vielmehr die Höhle einfach von den Darmfaserplatten, den Haut- und Mittelplatten begrenzt wird. Ebensowenig ist beim fünftägigen Hühnerembryo, obschon Darm und Bauchhöhle viel ausgebildeter sind, das Bauchfell zu sehen und habe ich in dieser Zeit einzig und allein am Hinterdarme eine Lage gesehen (Fig. 121), die die Anlage des Bauchfelles zu sein scheint,

möglicherweise aber auch noch die Muskelschicht in sich schliesst. Erst später bei deutlich werdender histologischer Differenzirung der Theile erscheint in der ganzen Ausbreitung der Bauchhöhle als Begrenzungsschicht die *Serosa*, wobei nur das zu bemerken ist, dass die innere Lage der Hautplatten der Bauchwand später, nachdem das Einwachsen der Producte der Urwirbel in dieselbe stattgefunden hat, ganz zur Bauchfelllage zu werden scheint, so wie dass die Mittelplatten in dem Theile, der zu den Gekrösen sich gestaltet, auch vorzüglich nur das *Peritonaeum* liefern. Diesem zufolge entsteht das Bauchfell nicht als ein ursprünglich geschlossener Sack, in den die Eingeweide hineinwachsen, sondern bildet sich gleich in toto sowohl mit seinem parietalen als visceralen Blatte in loco und kann der alten Auffassung, die den Beschreibungen des Bauchfelles in der Anatomie immer noch zu Grunde gelegt wird, höchstens das zugegeben werden, dass die von den Eingeweiden eingenommenen scheinbaren Einstülpungen des Bauchfelles im Laufe der Zeit immer mehr sich vergrössern, in welchen Fällen jedoch das Bauchfell nicht einfach mechanisch ausgedehnt wird, sondern selbständig mit wuchert.

Netze.

Die Bildung der Netze ist durch die Untersuchungen von Meckel und J. Müller vor Allem aufgehellt worden. Vom grossen Netze wurde bereits angegeben, dass dasselbe ursprünglich nichts als das Magengekröse, *Mesogastrium*, ist und wie, im Zusammenhange mit der Drehung des Magens, die erste Anlage des Netzbeutels entsteht. Da das *Mesogastrium* ursprünglich von der Speiseröhre und dem *Diaphragma* bis zum *Pylorus* reicht und das *Duodenum* an der hinteren Bauchwand befestigt ist und nie ein Gekröse erhält, so muss, wenn mit der Drehung des Magens zwischen demselben und dem *Mesogastrium* ein spaltenförmiger Raum entsteht, dieser in der Gegend der kleinen Curvatur durch eine kürzere Spalte sich öffnen. Im Zusammenhange mit der Entwicklung der Leber vom *Duodenum* aus entsteht nun aber auch noch von der kleinen Curvatur und vom *Duodenum* her eine zweite Bauchfellplatte, das kleine Netz und das *Lig. hepato-duodenale*, durch welche auch über dem Magen ein geschlossener Raum gebildet wird, der als Verlängerung des eigentlichen Netzbeutels erscheint. Diese Platte erstreckt sich vom rechten Rande der Speiseröhre, der ganzen kleinen Curvatur und dem oberen Theile des *Duodenum* zur *Porta hepatis*, zum ganzen hinteren Theile des *Sulcus longitudinalis sinister*, in dem der *Ductus venosus* liegt, und auch zum *Diaphragma* zwischen der Speiseröhre und der genannten Furche, und stellt ein eigentliches Lebergekröse dar. Der Raum hinter dieser Platte würde, wenn die Leber frei wäre, unter dem rechten Leberlappen durch eine grosse Spalte ausmünden, da jedoch dieses Organ im

Bereiche der hinteren Hohlvene an der hinteren Bauchwand festsitzt und durch das *Lig. coronarium* am Zwerchfelle anhaftet, so bleibt nur die als Winslow'sches Loch bekannte Lücke, die dann zugleich auch den Eingang zum Netzbeutel darstellt.

Das grosse Netz oder *Mesogastrium* geht anfangs von der grossen Curvatur hinter dem Magen direct zur Mittellinie der hinteren Bauchwand. Bald aber wuchert es in der Gegend der Curvatur in eine freie Falte vor, die schon im zweiten Monate deutlich ist und im dritten Monate schon um die halbe Breite des Magens vorragt (Fig. 518). Anfänglich hat dieses eigentliche *Omentum majus* mit dem *Colon* gar nichts zu thun, so wie aber dieses so sich entwickelt hat, wie die Fig. 518 darstellt, deckt das grosse Netz das *Colon transversum*, ohne jedoch für einmal mit ihm sich zu verbinden. Später jedoch verwächst die hintere Platte des grossen Netzes mit der oberen Lamelle des *Mesocolon* und mit dem *Colon transversum* selbst, wie diess schon vor Jahren J. Müller durch treffliche halbschematische Zeichnungen versinnlicht hat (Meck. Arch. 1830. Tab. XI. Fig. 4 *B*, 6—9). Nur in Einem Puncte hat sich J. Müller getäuscht, indem er nämlich annahm (l. c. Fig. 10, *ab*), dass später die hintere Platte des Netzes das *Colon transversum* ganz zwischen seine Lamellen nehme und so direct ins *Mesocolon* sich fortsetze, was nicht der Fall ist, Verhältnisse, die ich besonders betone, da immer noch in mehreren Handbüchern der Anatomie die alte Lehre vorgetragen wird. Der embryonale Netzbeutel reicht, wie aus dem Gesagten hinreichend klar ist, ursprünglich bis in das untere Ende des grossen Netzes, ein Verhalten, das noch beim Neugeborenen leicht sich nachweisen lässt. Später verwachsen, wie bekannt, beide Netzplatten in grösserer oder geringerer Ausdehnung miteinander, doch findet man auch beim Erwachsenen dieselben nicht gerade selten noch vollkommen getrennt.

Enddarm.

Der Enddarm verdient eine genauere Betrachtung, als demselben in früheren §§ zu Theil geworden ist, mit Rücksicht auf einen besonderen, bis jetzt noch nicht gewürdigten Punct.

Pars caudalis intestini.

Bei jungen Kaninchenembryonen finde ich eine Fortsetzung des Darmkanales in den Schwanz hinein, die ich als *Pars caudalis intestini* bezeichne. Ein solches Endstück des *Tractus* zeigt sich schon in der in der ersten Hälfte dieses Werkes gegebenen und hier wiederholten Figur 519, in welchem Stadium bei einem Kaninchenembryo von 9 Tagen der Enddarm *ed* ziemlich weit über die Stelle hinaus, wo später die Anusöffnung sich bildet, in den in der ersten Anlage begriffenen Schwanz *s* sich hineinerstreckt, doch hätte ich auf dieses Verhältniss kein grösseres Gewicht gelegt, wenn ich nicht bei 10- und 11tägigen

Embryonen diese Darmverlängerung in der so sehr auffallenden Entwicklung getroffen hätte, welche die Fig. 520 wiedergibt. Hier reichte bei einem Embryo von 11 Tagen und 10 Stunden der Darm bis auf 0,86 mm in den 0,96 mm langen Schwanz hinein und befand sich mit seinem Ende nur um 0,095 mm von der letzten Spitze desselben entfernt. Ueber dem Darmrohre zeigte sich die Chorda, die nicht ganz so weit zu verfolgen war, wie dieses, und ausserdem noch das Medullarrohr, das bis zum letzten Schwanzende ging und hier blind endete. Der Darm war am Anfange des Schwanzes 57 μ und am Ende 52 μ

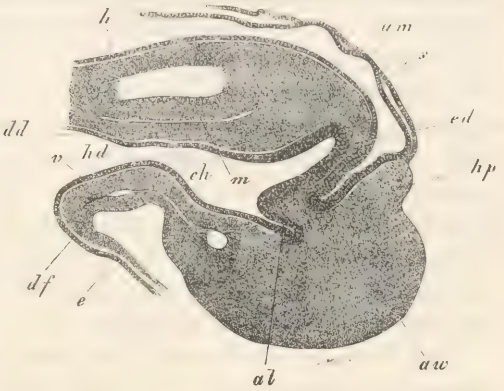


Fig. 519.

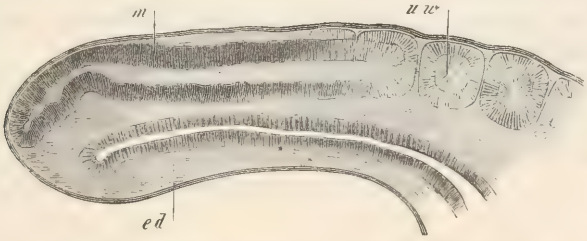


Fig. 520.

breit und zeigte am hintersten Ende ein Lumen von 15—19 μ, wogegen das Medullarrohr 0,08 mm Breite besass, jedoch am Ende sich verschmälerte, hakenförmig ventralwärts sich umbog und ein zwischen 5 und 26 μ wechselndes Lumen zeigte.

Ein zweiter grösserer Embryo desselben Alters besass einen stärker gekrümmten Schwanz von ca. 1,42 mm Länge, in welchem der Enddarm

Fig. 519. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 78mal. *e d* Enddarm; *h d* hintere Darmpforte; *a l* Allantoishöhle; *a w* Allantoiswulst; *d d* Darmdrüsenblatt des Mitteldarmes; *c h* Chorda, in das mittlere Keimblatt auslaufend; *m* Medullarrohr, nach hinten auslaufend; *h* Hornblatt; *s* Schwanzende des Embryo; *h p* Hautplatte des Amnion *a m*; *v* vordere Wand des Enddarmes, Umbiegungsstelle in das Blastoderma, das aus der Darmfaserplatte *d f* und dem Entoderma *e* besteht.

Fig. 520. Mittlerer Sagittalschnitt des Schwanzendes eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 10 Stunden. 56mal vergrössert. *m* Medullarrohr; *e d* Enddarm; *u w* Urwirbel.

bis auf 0,107 mm Entfernung von der Spitze sich erstreckte. Der Darm war in der Schwanzspitze 89 μ breit mit einem Lumen von 27 μ und einer epithelialen Wand von 27—32 μ und zeigte am allerletzten Ende eine kleine blasenförmige Erweiterung von 32 μ mit etwas dickerer Wand. Das Medullarrohr geht auch in diesem Falle bis ans letzte Schwanzende und misst in 0,21 mm Entfernung von demselben 0,102 mm mit einem Lumen von 64—75 μ. Am letzten Ende ist dasselbe noch 84 μ breit und beträgt das Lumen in einer kleinen Endblase 32 μ, dicht davor 27 μ. Die Chorda ist im Schwanze 37 μ dick und verbreitert sich zuletzt auf 54 μ, um endlich in indifferente Zellen zwischen Medullar- und Darmrohr auszulaufen. An der ventralen Seite des Darmes verläuft ein Gefäss, das auch noch um das Ende desselben sich herumbiegt.

Bei 10tägigen Embryonen ging das Darmrohr ebenso weit in den kürzeren Schwanz hinein, war jedoch viel weiter und zeigte die Eigenthümlichkeit, dass es in dorso-ventraler Richtung in der Mitte die geringsten Durchmesser ergab, mithin im Querschnitte einen liegenden ∞ darstellte.

Die hier gefundenen Maasse sind folgende:

Länge des Schwanzes 0,47 mm, Breite desselben 0,51 mm

Länge des Darmes im Schwanze 0,38 mm, Entfernung desselben von der Spitze des Schwanzes 0,087 mm

Höhe des Darmes im mittleren Sagittalschnitte 0,068—0,072 mm

» » » » » » am Ende 0,095 mm

Lumen des Darmes im mittleren Sagittalschnitte 38—42 μ

Höhe » » » seitlichen Sagittalschnitte vorn 0,34, hinten 0,19 mm

Breite des Medullarrohres 0,14 mm, Lumen desselben 0,085 mm; Entfernung des Endes desselben von der Schwanzspitze 0,085 mm

Breite der Chorda im Schwanze 0,019 mm.

Solcher Beobachtungen habe ich nun noch mehrere bei 10- und 11tägigen Embryonen aufzuweisen, die alle wesentlich dasselbe Resultat ergaben, daher ich dieselben nicht weiter bespreche.

Diese weite Erstreckung des Darmrohres erhält sich nun übrigens bei Kaninchen nicht lange und fand ich schon am 11. Tage (s. Fig. 522) eine Rückbildung des Darmes, so dass zwischen dem 12. und 14. Tage die *Pars caudalis* zu einem kleinen, der Kloake ansitzenden Blindsacke verkümmert, der schliesslich ebenfalls vergeht.

Die eben mitgetheilten Beobachtungen über einen hinter der späteren Anusöffnung gelegenen, nicht unerheblichen Theil des Darmkanales erinnern lebhaft an das merkwürdige Verhalten des hintersten Darmendes bei den niedern Wirbelthieren, wie wir dasselbe zuerst durch Kowalewsky für die ein-

fachen Ascidien, den *Amphioxus*, die Plagiostomen und die Knochenfische kennen gelernt haben (s. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871. S. 114, Beobachtungen, welche Kowalewsky, Owsjannikow und N. Wagner für die Störe, N. Bobretsky für den Axolotl, Götte für Bombinator, Balfour und His (Zeitschr. f. Anat. u. Entw. II. S. 113) für die Plagiostomen bestätigt haben. Diesen Erfahrungen zufolge steht bei den genannten Geschöpfen der Darm an seinem hinteren Ende anfänglich in offener Verbindung mit dem Medullarrohre (s. z. B. Kowalewsky über Amphioxus in M. Schultze's Archiv XIII, Götte Bombinator Taf. II, Balfour Elasmobranch fishes Pl. XVII, Fig. 5), während später diese Verbindung sich löst und der »postanale« (Balfour) Theil des Darmes vergeht. Bei den höheren Wirbelthieren von den Reptilien an aufwärts ist nun allerdings, entsprechend der Entstehung der Embryonalanlagen derselben mitten auf einem scheiben- oder blasenförmigen Blastoderma, ein solcher Zusammenhang des Darm- und Nervenrohres nicht zu erwarten, immerhin glaube ich nicht zu irren, wenn ich in der gleichzeitig mit der ersten Anlage des Schwanzes auftretenden Verlängerung des Darm- und Nervenrohres in denselben hinein eine Vererbung der Zustände der niederen Wirbelthiere auf die höheren erkenne und die Frage aufwerfe, ob nicht auch den Embryonen der Vögel und Reptilien in einem gewissen Stadium eine ausgebildetere postanale Abtheilung des Darmes zukomme. Für die Vögel glaube ich sogar diese Vermuthung jetzt schon als thatsächlich begründet ansehen zu dürfen und zwar vor Allem auf Grund der schon früher gegebenen Abbildung Fig. 521. Eine genaue und wiederholte Prüfung dieses Schnittes zeigt, dass der Enddarm 0,11 mm weit in den 0,42 mm langen Schwanz hinein sich erstreckt. Noch auffallender erscheinen die Verhältnisse, wenn man die Länge des hinter der Gegend der späteren Anusöffnung gelegenen Stückes des Enddarmes bestimmt und dasselbe 0,45 mm lang findet. Die Breite des engeren im Schwanze selbst gelegenen Theiles des Darmes ist beim Hühnchen geringer als beim Kaninchen und be-

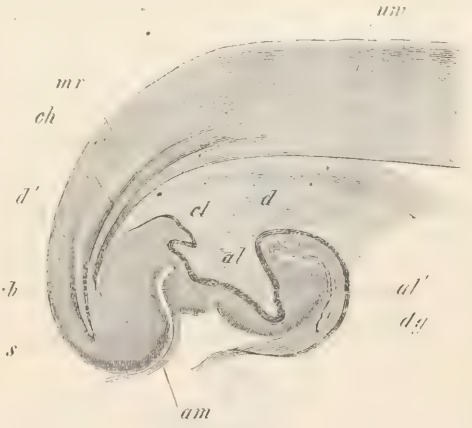


Fig. 521.

Fig. 521. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo von 2 Tagen und 16 Stunden. Vergr. 33mal. *d* Hintere Darmpforte; *d'* Ende des Hinterdarmes; *al* Höhle der Allantois; *al'* Allantoishöcker; *dg* Wand des späteren Dotterganges, d. h. Uebergang der Darmwand in die tieferen Lagen des Blastoderma, die später den Dottersack liefern. *am* Ursprung des Amnion vom hinteren Ende der Allantoisanlage; *cl* Cloakenhöcker; *ch* Chorda; *mr* Medullarrohr, dessen blindes Ende im Schwanzende *s* zu sehen ist; *uw* Urwirbel.

trägt mit Inbegriff des 9—10 μ dicken Epithels nur 32 μ. Weiter als der Darm erstreckt sich das 91—118 μ breite Medullarrohr in den Schwanz hinein, welches in 0,19 mm Entfernung von dessen abgerundetem Ende blind ausgeht und nahezu ebenso weit reichte auch die Chorda, deren letztes Ende übrigens nicht deutlich war. Ein früheres Stadium dieser *Pars postanalis sive caudalis intestini* beim Hühnchen zeigt meine Fig. 119, Gasser's Figg. 4—7 auf Taf. I und Bornhaupt's Figg. 15 und 16. — Auch beim Hühnchen dauert übrigens der durch die Fig. 521 dargestellte Zustand nur kurze Zeit und findet man am 4. und 5. Tage kaum noch eine Andeutung desselben (s. Gasser, Taf. I, Fig. 8, von der Grenze des 3. und 4. Tages).

Anusöffnung.

In Betreff der Bildung der Afteröffnung habe ich dem früher Bemerkten (S. 210, 211) noch folgendes nachzutragen. Beim Kaninchen entsteht die Anusöffnung zwischen dem 11. und 12. Tage, nach Egli (l. i. c. pag. 28) am 12. Tage und vermisse ich bei der Bildung derselben eine stärkere Grubenbildung an der äusseren Oberfläche, wie sie bei der Bildung des Mundes statt hat. Wohl aber senkt sich das Ectoderma in Form einer engen sagittalen Spalte gegen die Kloake oder den Raum, in welchem *Allantois* und Hinterdarm zusammentreten, ein und hier findet dann, vielleicht unter Mitbetheiligung einer Ausstülpung des Entoderma, schliesslich der Durchbruch statt. Die Fig. 522 zeigt bei *a* die Anus- oder Cloakenspalte schon gebildet und stellt der scheinbare Verschluss der Oeffnung die eine Seitenwand derselben dar. Die Cloake *cl* führt nach vorn zum Anfange des *Urachus*, der nun *Sinus urogenitalis* heissen kann, weil der Wolff'sche Gang *wg*, der den Nierenkanal *n* aufnimmt, in den

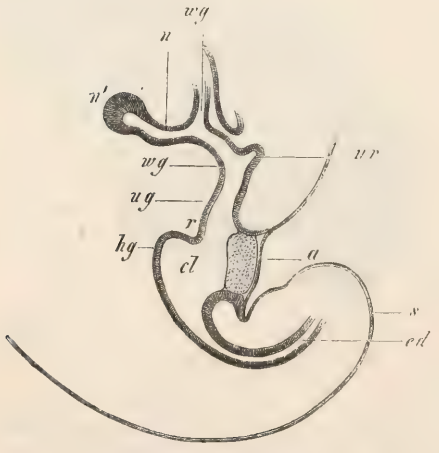


Fig. 522.

Fig. 522. Sagittalschnitt durch das hintere Leibesende eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 10 Stunden. Vergr. 45. *a* Cloakenöffnung; *cl* Cloake; *ug Sinus urogenitalis; ur Urachus; wg* Wolff'scher Gang; *n Ureter*; *n'* Nierenanlage; *hg* Stelle, wo in der Mittellinie der Hinterdarm einmündet; *r* Perinealfalte zwischen Hinterdarm und *Sinus urogenitalis; ed* Schwanztheil des Enddarmes; *s* Schwanz.

selben einmündet. In die dorsale Ausbuchtung der Cloake *h g* öffnet sich der von dem Schnitte nicht getroffene Hinterdarm und in den Schwanz *s* erstreckt sich von der Cloake aus noch ein ansehnliches Stück der oben besprochenen *Pars postanalis intestini ed.*

Zwischen dem 12. und 14. Tage verschwindet, wie oben schon angegeben, der Schwanztheil des Darmes ganz und wuchert zugleich die mit *r* bezeichnete Falte oder Leiste zwischen dem *Sinus urogenitalis* und dem Darme in die Cloake vor, bis sie am 14. Tage nahe an der Cloakenmündung anlangt und jetzt schon wie eine Querleiste die früher einfache Oeffnung scheidet. Ihr gänzliches Vortreten geschieht zwischen dem 14. und 16. Tage und zugleich vereinigen sich auch die mittlerweile zu beiden Seiten des vorderen Theiles der Cloake entstandenen Geschlechtsfalten mit der genannten Querleiste zur Bildung des Dammes (siehe unten bei den Geschlechtsorganen).

Am 14. Tage stellt die Cloake unmittelbar vor ihrer Trennung in zwei Kanäle im Sagittalschnitte einen trichterförmigen Raum dar, dessen 0,32—0,40 mm breite Basis der Cloakenmündung und dessen Spitze dem *Urachus* entspricht. Dieser beginnt mit einem engen Lumen von 8—9 μ, erweitert sich aber bald zu einem spindelförmigen Raume von 70 μ Weite, der jetzt schon Harnblase genannt werden kann. Das epitheliale Rohr des Hinterdarms misst um diese Zeit 64—75 μ in der Breite (das Epithel 21—27 μ) und mit der Faserwand 0,27 mm.

Entwicklung der Darmhäute.

Zum Schlusse bespreche ich noch die Entwicklung der einzelnen Darmhäute und erwähne in erster Linie das allen Abtheilungen des Darmes Gemeinsame.

Das Epithel des Darmrohres stammt, wie wir wissen, vom Entoderma oder inneren Keimblatte (dem Darmdrüsenblatte von Remak) und ist anfänglich zur Zeit der ersten Anlage des Darmes überall ein Pflasterepithel. Später wandelt sich dasselbe im Vorderdarme und im Enddarme in ein einfaches Cylinderepithel um, in der Art jedoch, dass diese Umwandlung nicht an allen Orten gleichzeitig auftritt, wie besonders der Vorderdarm lehrt, an dem die ventrale Wand und das vorderste Ende (Figg. 133, 135, 213, 222) früher sich verdicken als die übrigen Theile. Nachdem dieser Zustand eine Zeit lang gedauert hat, geht aus dem einfachen Cylinderepithel eine geschichtete Lage hervor, die mehrschichtiges Cylinderepithel heissen kann, und aus dieser entwickeln sich dann die bleibenden Zustände, indem entweder die Lage wieder einschichtig wird, wie im Mastdarme, oder in ein geschichtetes Pflasterepithel übergeht, wie im unteren Theile des Pharynx und in der Speiseröhre, oder endlich als solche sich erhält, wie im respiratorischen Abschnitte des Schlundkopfes.

Eine etwas andere Entwicklung schlägt das Entoderma des Dünndarmes und, soviel ich sehe, auch des Magens und Dickdarmes ein. Hier nämlich geht aus dem primitiven einfachen Pflasterepithel in erster Linie eine geschichtete Lage von rundlichen Zellen hervor (siehe Brand l. i. c. Fig. 4) und diese erst wandelt sich dann in ein geschichtetes Cylinderepithel um (Brand, Figg. 1 *a*, 5 *a* u. *b*), um später wieder einschichtig zu werden.

Die Art und Weise, wie diese Umwandlungen Einer Epithelform in eine oder mehrere andere sich machen, sind im Einzelnen noch nicht verfolgt, doch kann es kaum einem Zweifel unterliegen, dass Aenderungen der Zellen in der Gestalt, Verschiebungen derselben und endlich Vermehrung derselben durch Quer- und Längstheilungen hierbei die Hauptrolle spielen. In allgemeiner Beziehung und auch mit Rücksicht auf pathologische Verhältnisse sind diese embryonalen Umgestaltungen von Epithelien, wie E. Neumann zuerst angedeutet hat (l. i. c.), auch nicht ohne Interesse und hebe ich hier vor Allem den Oesophagus hervor, der der Reihe nach folgende Epithelformen zeigt: 1) einfaches Pflasterepithel, 2) einfaches Cylinderepithel, 3) mehrschichtiges Cylinderepithel, 4) mehrschichtiges Flimmerepithel und 5) geschichtetes Pflasterepithel.

Die übrigen Wandungen des Darmkanales entstehen alle aus der Darmfaserplatte von Remak und kann ich mich der Lehre Schenk's nicht anschliessen (No. 218), der zufolge die Darmfaserplatte nur in das Endothel des Bauchfells sich umbilden soll (siehe auch Laskowsky No. 140 und Barth No. 68) und die gesammte übrige Darmwand einem von Seiten der Urwirbel in die Darmwand einwachsenden Blasteme, das Schenk »Darmplatte« nennt, seinen Ursprung verdankt. Nach meinen Beobachtungen bei Kaninchenembryonen besteht die äussere Darmwand ursprünglich aus einer dicken gleichartigen Lage rundlicher und länglicher Zellen des Mesoderma, welche bei etwas älteren Embryonen an vielen Stellen täuschend einem Cylinderepithel gleicht und ein eigenthümliches Gepräge annimmt, welches viele meiner Abbildungen darstellen (Figg. 123—125 v. Hühnchen: Figg. 214—217, 293, 295). Bei Embryonen von 10 Tagen sondert sich am Magen und Darme in erster Linie die *Mucosa* ab, indem von der Aorta aus Gefässe in die Darmwand einwachsen und unmittelbar nach aussen vom Epithel ringsherum eine dünne, anfangs nur 18—20 μ dicke, hellere Lage abgrenzen. Von Muskeln und einem *Peritonaeum* war dagegen in diesem Stadium noch nichts zu sehen. Am Dünndarme mass um diese Zeit die Faserwand in toto 90—108 μ und das Epithel 36 μ; am Magen betrug die Faserwand im äusseren Theile 72—80 μ, die *Mucosa* 18—20 μ, das Epithel 36—50 μ.

Im weiteren Verlaufe erscheint nun in Folge von histologischen Differenzirungen in der Darmfaserplatte bei Embryonen von 13—14 Tagen am Magen das Peritonealepithel als eine 7 μ dünne Lage polygonaler Elemente und um dieselbe Zeit treten auch an der Speiseröhre die Ringmuskeln auf. Am Magen und am Darme erscheinen die Muskeln später und zwar ebenfalls, wie bereits Laskowsky, Barth und Brand melden, die Ringmuskeln vor den Längsmuskeln. Mit dem Deutlichwerden dieser letzteren tritt auch die Bindegewebslage des Bauchfells auf und erscheint bei menschlichen Embryonen des 3. und 4. Monates, schöner im 5. und 6. Monate zwischen beiden Muskellagen eine eigenthümliche Schicht, in der ich den *Plexus myentericus* von Auerbach, d. h. die relativ grossen Ganglien desselben zu erkennen glaube und die, wenn meine Deutung richtig ist, recht eigentlich auf den Namen *Tunica nervea* Anspruch machen könnte (s. die Figg. 424, 425*n*).

Die Papillen und Zotten des Darmes sind, wo sie vorkommen, einfach Wucherungen der *Mucosa*, mit denen gleichzeitig auch das Epithel mit wächst und in der Fläche sich vergrössert, während dasselbe zugleich, wo es mehrschichtig war, durch Verschiebung seiner Elemente einschichtig wird (s. Brand, Fig. 1 a). Von diesen bleibenden Zotten hat man die vorübergehenden Wucherungen der *Mucosa* zu unterscheiden, die im Magen und Dickdarme im Zusammenhange mit der Bildung der Drüsen auftreten und zur Entstehung von vergänglichen Zotten führen, die anfangs täuschend denen des Dünndarmes und des Pylorustheiles des Magens gleichen. Im weiteren Verlaufe vereinen sich jedoch allmälig die Basaltheile dieser Zotten der Faserhaut durch niedrige Fältchen, so dass kleine Grübchen entstehen, von denen jedes eine hohle Ausbuchtung des Epithels oder ein Drüsenende aufnimmt. Später erheben sich diese Verbindungsfältchen oder Leistchen immer mehr und erreichen die halbe Höhe der Zotten, so dass nun die Oberfläche der Faserhaut wie eine Bienenwabe aussieht, von deren Zellenrändern fadenförmige Fortsätze ausgehen würden. Zuletzt endlich gelangen die Verbindungsfalten bis zur Spitze der Zotten und nimmt dann, mit dem Verschwinden der letzteren, die gesammte Schleimhautoberfläche das Aussehen einer Bienenwabe an, in deren Fächern die nunmehr vollständig angelegten Drüsen stecken.

Mit dieser Schilderung der Umgestaltung der Schleimhautoberfläche von Magen und Dickdarm ist auch zugleich die Bildungsweise der Magen- und Dickdarmdrüsen in ihren Hauptzügen geschildert. Die beiderlei Drüsen entstehen von Hause aus als hohle Cylinderchen und ist der erste Schritt zu ihrer Bildung das Auftreten von vielen dichtstehenden Erhebungen des Epithels im Zusammenhange mit der Bildung der Zotten

der Faserhaut. Im Dickdarme wird dann einfach nach und nach der zwischen mehreren Zotten befindliche Raum dadurch in einen Drüsenschlauch umgewandelt, dass von der Basis der Zotten aus Epithel und Schleimhaut mit Falten vorwuchern, bis endlich die Falten die Spitzen der Zotten erreicht haben, womit dann die Drüsenmündungen und zugleich eine glatte Oberfläche der Schleimhaut gegeben ist. Im Magen sind die Verhältnisse überall da die gleichen, wo derselbe einfache Drüsen enthält. Wo dagegen zusammengesetzte solche Organe sich finden, bilden sich zwischen den weiter abstehenden primitiven Zotten ausser den Verbindungsfalten noch im Grunde einer jeden Grube Nebenfältchen (und kleinere Grübchen), welche nicht bis zur Oberfläche der Schleimhaut heraufwachsen, wie die anderen, und später in die von ihnen umschlossenen kleineren Grübchen die Enden der zusammengesetzten Drüsen aufnehmen, während deren einfache Anfänge (stomach cells Todd-Bowman) in den von den Hauptfalten und Zotten umgebenen grösseren Fächern liegen.

Im Dünndarme sind die Vorgänge bei der Bildung der Drüsen scheinbar nicht so auffallend, weil die Zotten während der Bildung der Drüsen nicht schwinden, sondern sogar noch länger werden. Geht man jedoch den Erscheinungen näher nach, so ergibt sich, dass auch hier die Drüsen und der drüsenhaltige Theil der *Mucosa* zwischen den Zotten ebenso entsteht, wie an den andern Orten, mit dem Unterschiede jedoch, dass in den Vertiefungen zwischen den Zotten die Faserlage der *Mucosa* von Anfang an netzförmig verbundene Fältchen liefert und das Epithel von Hause aus in die so entstehenden Grübchen kurze Hohlsprossen hineintreibt. Grübchen und Epithelialsprossen wachsen dann, wie es scheint, mit einander und mit den Zotten fort, doch wäre es auch möglich, dass früher oder später die epithelialen Schläuche auch in die Tiefe wuchern, umsomehr als bei den Brunner'schen Drüsen ein solcher Vorgang wirklich sich beobachten lässt, indem diese Drüsen anfangs weit von den tiefsten Lagen der *Mucosa* abstehen, welche sie später ganz durchsetzen.

Das Auftreten der Zotten verdient noch weiter untersucht zu werden mit Rücksicht auf den Ort, wo dieselben zuerst erscheinen, und ihre primitive Anordnung. Bei Schweinsembryonen treten die ersten Zotten in einfacher Reihe gegenüber dem Mesenterium auf (s. Brand, Fig. 5 a), zu denen dann solche an der vorderen und hinteren Wand und zuletzt am Mesenterialrande sich gesellen.

Beachtung verdient auch, dass der embryonale Darm an gewissen Stellen (Speiseröhre, Magen, Dickdarm, Mastdarm) sehr früh Längsfalten zeigt, die von Wucherungen (nicht Falten) der Faserhaut abhän-

gen und z. Th. typische Verhältnisse darbieten. In wie weit diese Falten mit den späteren bleibenden und verstreichbaren Falten in Verbindung stehen, ist noch zu untersuchen.

Bau der Darmwandungen des Menschen.

Ich füge nun noch einige Bemerkungen über den menschlichen Darmkanal bei, indem ich mit Rücksicht auf die Säugethiere auf Laskowsky, Barth und Brand verweise.

Speiseröhre.

Die Speiseröhre eines 13 Wochen alten Embryo besitzt im Innern 4 starke Längsleisten von 0,27—0,36 mm Höhe, 0,18—0,27 mm Breite und dazwischen vier niedrigere Falten von 45—68 μ, so dass der Querschnitt der Höhle ein zierliches Maltheserkreuz ergibt. Das Epithel besteht aus mehrfachen Lagen mehr cylindrischer Zellen und misst 54—58 μ, während die Faserwand, an der *Muscularis* und *Mucosa* sehr deutlich sich unterscheiden, 0,13—0,15 mm beträgt. Von Papillen und Drüsen ist nichts zu sehen.

Flimmerung im Oesophagus.

Im 6. Monate findet man in der Speiseröhre alle Lagen erheblich verdickt, aber immer noch keine Papillen und Drüsen gebildet. Das Auffallendste ist jetzt das Epithel, welches nach Neumann's Entdeckung Flimmerhaare trägt (l. i. c.). Ich fand dasselbe im 6. Monate an verschiedenen Stellen derselben Speiseröhre 0,054—0,108 mm dick (0,08 mm Neumann) mit gut erhaltenen Wimpern, von denen ich jedoch wie Neumann zu bemerken habe, dass sie nicht überall sich fanden, indem flimmernde Stellen mit wimperlosen abwechselten, an welchen letzteren das Epithel als geschichtetes Pflasterepithel zu bezeichnen war. In welchem Zeitpuncte dieses Flimmerepithel auftritt, ist noch zu bestimmen. Neumann fand es bei einem Embryo von 18 Wochen und ich bei einem solchen von ca. 14 Wochen, in welchem Falle das Epithel nur 26—28 μ dick und die Haare viel zarter waren als in der Luftröhre. Neumann fand auch von der *Epiglottis* bis zum *Foramen coecum* der Zunge einen Flimmerstreifen und hat wiederholt unter den Epithelzellen der embryonalen Magenschleimhaut schön ausgebildete Flimmerzellen gefunden, eine Beobachtung, die mir bisher nicht geglückt ist.

Magen.

Der Magen ist bei menschlichen Embryonen des 2. Monates an seiner inneren Oberfläche noch ganz glatt und ohne Drüsen. Die 0,22 mm dicke Faserhaut zeigt noch keine Differenzirungen und das 68 μ dicke Epithel ist ein geschichtetes Cylinderepithel.

Im 3. Monate entstehen an der inneren Fläche zahlreiche, im Pylorustheile am meisten entwickelte Zöttchen dadurch, dass die Faserhaut in längere schmale Papillen sich erhebt und das Epithel zugleich in der Fläche wächst und mit diesen Erhebungen gleichen Schritt hält. Die in eine unbestimmte Zahl von Längsleisten erhobene Faserhaut zeigt jetzt auch die Anlage der Ringmuskeln und später auch die der längsverlaufen-

den Fasern, so dass nun auch die spätere *Mucosa* bereits zu erkennen ist. Das Epithel ist immer noch geschichtet.

Im 4. Monate zeigte ein sehr wohlerhaltener Magen (Fig. 523) im Pylorustheile 3—4 regelrecht vertheilte Längsleisten der *Mucosa*, während in der Mitte des Magens 3—4 Leisten an der grossen Curvatur sich fanden und die andern Wände nichts der Art zeigten. Es scheinen übrigens diese Längsleisten sehr wechselnde Bildungen zu sein, denn in andern Fällen sah ich im 3. Monate 5—6, und im 4. Monate 11—12 solche Erhebungen und Brand beschreibt bereits aus dem 2. Monate 12—15 Längszüge der Faserhaut. In der Schleimhaut hat jetzt die Bildung der Drüsen begonnen, indem zwischen den länger gewordenen Zöttchen der Faserhaut niedrige Zwischenzöttchen und Leistchen sich erhoben haben, die bienenwabenähnliche Grübchen begrenzen, in welche das Epithel mit hohlen cylindrischen Fortsätzen hineinragt. Die Zotten messen jetzt am Pylorus 0,14—0,28 mm und die Drüsenanlagen 0,14—0,20 mm, beide zusammen 0,28—0,48 mm; in der Magenmitte beträgt die Länge der Zotten und der Drüsenanlagen an der grossen Curvatur 0,42—0,45 mm und an den übrigen Theilen 0,25—0,31 mm. Das Epithel ist jetzt einschichtig, 15—19 μ dick.

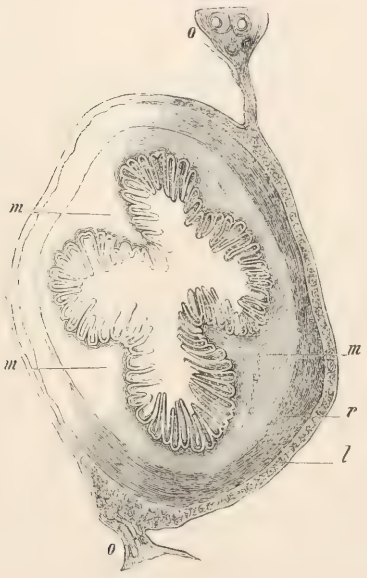


Fig. 523.

Im 5. Monate sind die Magendrüsen schon ganz gut ausgebildet und messen von den Mündungen an gerechnet 0,13—22 mm in der Länge und 36—45 μ Breite an den Enden und im 6. Monate ist die Entwicklung so weit gediehen, dass nun die Schleimhaut so zu sagen ausgebildet ist, indem die 0,42—0,71 mm langen Magendrüsen schon fast ganz von der zwischen dieselben hereingewucherten *Mucosa* umgeben sind. So lange die *Mucosa* des Magens nur einfache Zöttchen oder niedrige

Fig. 523. Querschnitt durch den Pförtnertheil des menschlichen Magens aus dem 4. Fötalmonate. 15mal vergr. *m* Leisten der *Mucosa*; *o* Netze; *r* Ringfasern; *l* Längsfasern.

Fältchen zwischen den Zöttchen bildet, trennen sich Epithel und Drüsenanlagen äusserst leicht von einander. Wenn dann aber die Mucosaleistchen stärker gegen die Oberfläche sich entwickeln und die länger werdenden Drüsenanlagen in tieferen Grübchen der *Mucosa* stecken, wird der Zusammenhang beider Theile je länger um so inniger, bis endlich jede Möglichkeit einer Trennung schwindet.

Die Magendrüsen sind von Anfang an hohle Anhänge des Magenepithels und wachsen auch lange Zeit als solche fort. Doch scheint später

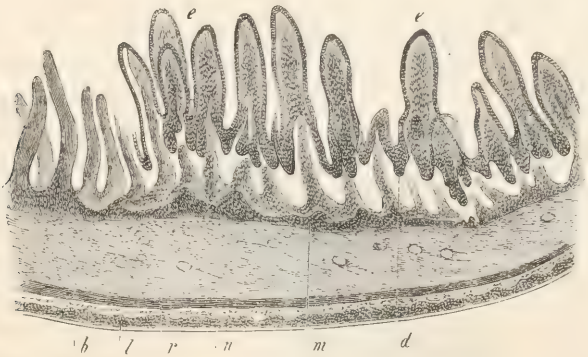


Fig. 524.

die Höhlung in den Enden sehr eng zu werden oder zu schwinden und die Drüsen dann mehr wie Zellenstränge sich zu verlängern. Wie die Labzellen und das doppelte Epithel der Magensaftdrüsen, das im 6. Fötalmonate noch nicht zu erkennen ist, entsteht, bleibt noch zu erforschen und kann ich für einmal nur soviel beibringen, dass beim Neugeborenen die Belegzellen vorhanden sind.

Der Dünndarm menschlicher Embryonen zeigt im 2. Monate anfangs noch eine glatte Oberfläche, eine Faserhaut ohne Leisten von 0,15 mm Dicke und ein einfaches Epithel von 9—13 μ Dicke. Am Ende des 2. und im 3. Monate treten die Darmzotten anfangs vereinzelt und bald sehr zahlreich auf und messen in der 9.—10. Woche 0,09—0,13 mm, während das Epithel 18 μ dick ist. In der 13. Woche sind die meisten Dünndarm.

Fig. 524. Querschnitt durch einen Theil des Dünndarms eines menschlichen Embryo des 6. Monates. Vergr. 35mal. *l* Längsmuskeln; *n* Zwischenschicht (Auerbach'scher Plexus?); *r* Ringmuskeln; *m* *Mucosa propria* mit Zotten; *e* Zottenepithel abgehoben, *b* Bauchfell; *d* Lieberkühn'sche Drüsen.

Zotten ohne das 22—24 μ dicke Epithel bereits 0,33 mm lang und 0,11—0,14 mm breit und zeigt sich jetzt auch von den Lieberkühn'schen Drüsen die erste Spur in Gestalt kleiner warzenförmiger hohler Auswüchse des Epithels von 45—90 μ Länge, die in Vertiefungen der Faserhaut zwischen den Zotten derselben ihre Lage haben. Die weitere Entwicklung des Dünndarmes, die, wie Brand richtig angibt, von oben nach unten fortschreitet, bietet nichts Besonderes dar und bemerke ich nur noch, dass die Zotten im 5. Monate 0,40—0,45, im 6. Monate (Fig. 524) 0,45—0,68 mm betragen, während die Drüsen in denselben Zeiten 0,068—0,090—0,135 mm (Länge) und 40—57 μ (Breite) messen.

Brunner'sche Drüsen.

Vom *Duodenum*, dessen Entwicklung mit dem des Dünndarms übereinstimmt, sind nur die Brunner'schen Drüsen zu erwähnen, über deren Entwicklung Barth und Brand die ersten Angaben gemacht haben. Beim Menschen beginnt, wie ich mit Brand finde, ihre Bildung im 4. Monate und sind dieselben anfänglich den Lieberkühn'schen Drüsen ganz gleich. Im weiteren Verlaufe unterscheiden sich diese Drüsen wesentlich dadurch von den schlauchförmigen Drüsen, dass dieselben in die *Mucosa* hinein Sprossen treiben, welche bis zum 6. Monate die Muskelhaut erreichen. In diesem Monate messen die Drüsen, die schon hübsche Träubchen bilden, 0,31—0,42 mm in der Breite, haben deutliche hohle Drüsenbläschen mit Cylinderepithel von 57—61 μ und nehmen die ganze Dicke der Submucosa ein.

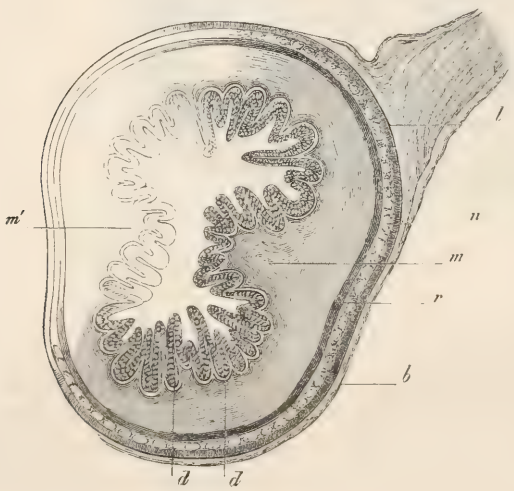


Fig. 525.

Im Dickdarme und Mastdarme entwickeln sich beim Menschen die oben schon besprochenen vorübergehenden Zotten im 4. Fötalmonate

Fig. 525. Querschnitt des Mastdarmes eines menschlichen Embryo des 4. Monates. 35mal vergr. *b Peritonaeum; l* Längsmuskeln; *n* Zwischenlage (nervöser Plexus?); *r* Ringmuskeln; *m* u. *m'* Leisten der *Mucosa; d* Drüsenanlagen.

und erreichen dieselben bald die Höhe von 0,25—0,37 mm, so dass dieser Darmtheil um diese Zeit einem Dünndarme mit sehr dichtstehenden Zotten gleicht, mit dem Unterschiede jedoch, dass die Faserhaut des Dickdarmes auch Längsleisten und zwar anfänglich zwei einander gegenüberstehende zeigt (Fig. 525). Zwischen dem 4. und 7.—8. Monate bilden sich dann die *Mucosa* und die Drüsen vollständig aus, indem, wie oben angegeben, die Zotten der Faserhaut durch an ihrer Basis entstehende Leistchen allmälig ein Fachwerk erzeugen, in welches das Epithel in Form von Schläuchen aufgenommen wird.

Peyer'sche Drüsen.

In Betreff der follikulären Organe des Darmes haben wir nur wenige Erfahrungen. Die Peyer'schen Haufen treten im 6. Monate auf. Im 7. Monate sind dieselben ganz deutlich, haben Follikel von 0,31—0,36 mm, die ziemlich weit von einander abstehen und im Grunde ansehnlicher, von dichtstehenden Zotten umgebener Vertiefungen ihre Lage haben.

B. Entwicklung der grösseren Darmdrüsen.

§ 57.

Lungen, Thyreoidea, Thymus.

Lunge.

Die Lunge entwickelt sich sowohl beim Hühnchen als bei den Säugethieren in einer sehr frühen Zeit, ungefähr gleichzeitig mit der Leber, oder etwas nachher und zwar, wie v. Baer schon vor Jahren richtig angegeben hat, als eine hohle paarige Ausstülpung aus dem Vorderdarme, an welcher, wie v. Baer und bestimmter Remak nachgewiesen haben, beide primitiven Schichten des Darmes, die Darmfaserplatte und das Entoderma, sich betheiligen.

Lunge des Hühnchens.

Beim Hühnchen ist die Entwicklung der Lunge in neuerer Zeit ausser durch Remak, durch Götte, His und A. Seessel untersucht worden und schliesst sich der Letztere in seinen ausführlichen Mittheilungen an Remak an, welchem zufolge dem Stadium, das v. Baer als das erste beschreibt, noch ein anderes vorausgeht, in welchem die Lunge eine einfache hohle Auftreibung der vorderen Wand des Anfangsdarmes ist. Remak setzt dieses Stadium, das er in seiner Fig. 72 darstellt, in die 65. Stunde, A. Seessel in den Anfang des 3. Tages (l. i. c. Taf. XX. Fig. 1; Taf. XXI, Fig. 1) und ist nach diesem Autor die einfache Lun-

genanlage 0,4 mm von der Schilddrüsenanlage entfernt und mit dem Darmrohre selbst durch eine enge Spalte in Verbindung. Um die Mitte des 3. Tages sind nach Seessel die Lungenanlagen zwei deutliche nach der Seite und ventralwärts gerichtete Ausbuchtungen des Darmrohres, mit dem dieselben noch in offener Communication stehen. Die einfache Tracheaanlage beginnt kurz unter der Schilddrüse und steht noch durch eine Spalte von 40 μ mit der Darmhöhle in Verbindung. In ihrem oberen Theile verjüngt sich dieselbe sehr rasch, während sie nach unten gegen die Lungenanlage allmälig sich ausweitet. Nach Remak (pag. 56) ist in diesem Stadium eine Luftröhre noch nicht vorhanden und münden die Kanäle der Lungen unmittelbar in die Speiseröhre. Erst später wird die *Trachea* gewissermassen aus der Speiseröhre hervorgezogen. In Betreff der späteren Veränderungen der Lungen des Hühnchens vergleiche man die Darstellung von Remak (S. 114, Figg. 75, 78, 79, 83).

Lungen der Amphibien.

Beim Frosche erscheinen nach Remak die Lungen von Anfang an als paarige solide Gebilde, die erst secundär hohl werden und schon vorher die typischen zwei Schichten erkennen lassen (pag. 163, Figg. 20, 21, Taf. X). In vollem Gegensatze hiermit gibt jedoch Götte für *Bombinator* an, dass die Lungen von vornherein als hohle Ausbuchtungen des Darmes entstehen (S. 792 und folgende, Fig. 277).

Lungen der Säuger.

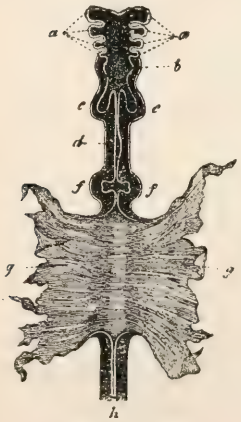


Fig. 526.

Was die Säugethiere anlangt, so lagen bis jetzt nur zwei Angaben von Rathke und Bischoff vor. Rathke beschreibt von einem Schafembryo von 5‴ Lungen, die aus je einem einfachen hohlen Säckchen und einer kurzen hohlen Luftröhre bestanden und Bischoff schildert von einem Hundeembryo, dessen Darm in der Mitte noch in weiter Verbindung mit dem Dottersacke sich befand, die Lungen als zwei kleine dickwandige Ausstülpungen, die noch jede für sich in den Anfang der Speiseröhre dicht hinter dem Schlunde einmündeten (Fig. 526). Diesen Beobachtungen kann ich eine zusammenhängende an Kaninchenembryonen gewonnene Reihe anschliessen. Als erstes Stadium der Lungenbildung glaubte ich in der ersten Hälfte dieses

Fig. 526. Darm des in Fig. 176 (s. unten) dargestellten Hundeembryo von unten vergr. dargestellt. Nach Bischoff. *a* Kiemen- oder Visceralbogen; *b* Schlund- und Kehlkopfanlage; *c* Lungen; *d* Magen; *f* Leber; *g* Wände des Dottersackes, in den der mittlere Theil des Darmes noch weit übergeht; *h* Enddarm.

Werkes zwei Ausbuchtungen des Vorderdarmes in der Nähe der vorderen Darmpforte ansehen zu dürfen (S. 278 und Figg. 215, 216 *l*), ich habe mich jedoch seither überzeugt, dass diese Aussackungen diese Bedeutung nicht besitzen und dass die ersten Anlagen der Lungen weiter nach vorn zu suchen sind. Am 10. Tage leitet sich die Bildung der Lungen dadurch ein, dass der Vorderdarm dicht hinter dem die Kiemenspalten zeigenden Abschnitte in eine seitlich comprimirte Gestalt übergeht. Hierauf trennt sich derselbe durch eine jederseits seitlich auftretende Längsfurche in zwei Abschnitte, einen ventralen, die Anlage von Luftröhre und Lungen, und einen dorsalen, die Anlage der Speiseröhre. An dem ventralen Abschnitte, den ich die Lungenleiste nennen will, entstehen bereits am 10. Tage die Lungen selbst dadurch, dass der unterste Theil der Leiste sich erweitert und an beiden Seiten sich ausbuchtet. In diesem Stadium besteht somit die Lungenanlage aus einer Halbrinne oder einem Halbkanale, der am unteren Ende in zwei rundliche seichte Grübchen oder Blasensegmente ausläuft, welche Theile an ihrer Dorsalseite durch eine lineare, nach unten sich etwas erweiternde Spalte mit dem *Oesophagus* verbunden sind. Speiseröhre und Lungenanlage sind bereits in diesem Stadium vorn und seitlich von einer dicken Lage *Mesoderma* (Darmfaserplatte) umhüllt und in der Gegend der Anlage der eigentlichen Lungen von einer doppelten Parietalhöhle begrenzt, indem hier die Darmfaserplatte der Lungenanlage mit dem *Mesocardium posterius* verbunden ist. Weiter vorn, wo die Tracheaanlage sich

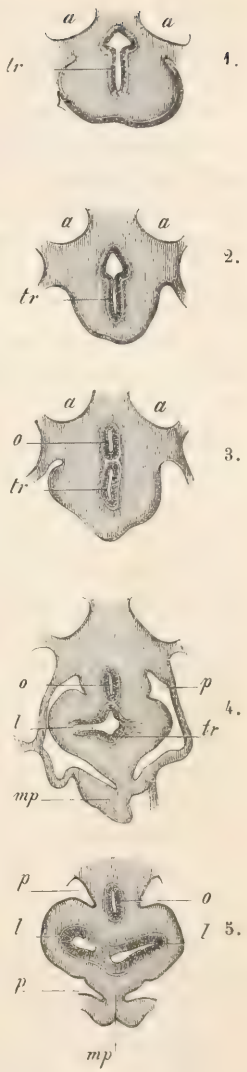


Fig. 527.

Fig. 527. Fünf Schnitte durch den Vorderdarm und die Lungenanlage eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 6 Stunden. Vergr. 33mal. *a* Aorta; *o* Oesophagus; *t* Trachea; *l* Lungenanlage; *p* hintere Parietalhöhle; *mp Mesocardium posterius;* 1. Vorderdarm und Tracheaanlage; 2. Trachea fast abgeschnürt; 3. Trachea vom Vorderdarm getrennt; 4. Lungenanlage; 5. Lungenanlage und Theilungsstelle der Trachea. Von der Parietalhöhle nur der vorderste und hinterste Theil sichtbar.

findet, verschmelzen diese Höhlen in einen einfachen Raum, indem die grossen Gefässe vom Vorderdarme sich lösen, welcher Raum mit der Parietalhöhle, in welcher das Herz liegt, verbunden ist.

Diesem zufolge kann auch für das Kaninchen die erste Anlage der Lungen als eine unpaare bezeichnet werden, doch habe ich im Gegensatze zu anderen Schilderungen zu betonen, dass die Anlage der Luftröhre sicherlich nicht später als die der Lunge, ja, wie ich glauben möchte, eher vor derselben erscheint.

Die nächstfolgende weitere Entwicklung der Lungen des Kaninchens ist folgende.

Die Anlage der eigentlichen Lungen wächst rasch und richtet sich bald aus der anfänglichen Querstellung schief nach hinten. Schon am 10. Tage ist die Lunge selbst 0,14 mm lang, doch ist um diese Zeit der Eingang in dieselbe und auch die Luftröhre von der Speiseröhre noch nicht abgeschnürt, was erst am 11. Tage geschieht (Fig. 527). Bei einem Embryo von 11 Tagen und 6 Stunden zeigte der Vorderdarm unmittelbar vor der Stelle, wo die Luftröhre abgeschnürt war, zwei scharf getrennte Abschnitte, einen vorderen trachealen und einen hinteren oesophagealen, deren Formen aus vorstehenden Figuren (527 1, 2) deutlich werden. Hierauf folgte die Trennungsstelle selbst. Fig. 527 3 und endlich waren *Trachea* und *Oesophagus* ganz geschieden und an ersterer die Lungenausbuchtungen vorhanden (Fig. 527 4, 5). Diese Trennung schreitet, nachdem sie einmal begonnen hat, von hinten nach vorn fort und wird nach und nach das ganze, in der Fig. 527 theilweise abgeschnürte Stück von der Speiseröhre gesondert mit Ausnahme des obersten Endes, welches dann später zum *Ostium pharyngeum laryngis* sich gestaltet. Die Dimensionen der in der Fig. 527 dargestellten Theile waren folgende.

Fig 527	1.	2.	3.	4.	
Diameter antero-posterior der Speiseröhre	0,18	0,17	0,130	0,135	
» » » » Tracheaanlage	0,21	0,12	0,135	0,148 0,108	Lumen
Querdurchmesser der Speiseröhre	0,10		0,09		
» » *Trachea*	0,09		0,06		
Gesammtbreite der die Anlagen von Lungen und *Oesophagus* umgebenden Faserwand	0,54	0,37	—	0,54	
Breite der Lunge	—	—	—	0,21	
Weite am Eingange	—	—	—	0,043	

Am 12. Tage ist die Lunge des Kaninchens bereits 0,65 mm und die *Trachea* 0,85 mm lang und die erstere 0,34 mm breit. Das innere Epithelialrohr, das nun *Bronchus* heissen kann, hat in jeder Lunge drei Aus-

buchtungen und werden von nun an mit dem Grösserwerden des Organes die Verästelungen bald so zahlreich, dass dieselben nur schwer Schritt für Schritt zu verfolgen sind. Doch zeigt sich wenigstens für frühere Stadien dasselbe Gesetz, das auch Remak an der Lunge des Hühnchens wahrnahm, dass nämlich die ersten Verzweigungen des *Bronchus* dorsal- und lateralwärts abgehen und der Hauptbronchus mithin an der ventralen Seite seine Lage hat. Beachtung verdient auch, mit Rücksicht auf das Bildungsgesetz der Lunge, dass, wie diess bereits von Remak ganz speciell hervorgehoben wurde, anfangs die dicke mesodermatische Umhüllung der Lunge an den Umgestaltungen des epithelialen Rohres nicht den geringsten Antheil nimmt und es ganz den Anschein hat, als ob dieses Rohr ganz selbständig in dem weichen Fasergewebe wuchere. Die ersten Umgestaltungen der Faserhülle treten am 13. und 14. Tage auf und beziehen sich auf die Bildung der grossen Lungenlappen, von denen jeder einen Hauptast des *Bronchus* erhält. Am 14. Tage misst die *Trachea* dicht an der Theilung 0,27 mm in der Breite, 0,18 mm im *Diameter antero-posterior*. Ihre Wand besteht, abgesehen von dem 27 μ dicken Cylinderepithel, aus einer dunkleren, dichtzelligen mesodermatischen Hülle, an der schon jetzt die vordere Wand viel dicker ist als die hintere. In der Lunge selbst ist der oberflächlich an der concaven ventralen Seite gelegene Hauptbronchus am Anfange 0,27 mm, am Ende 0,11 mm weit. Derselbe gibt in einen dorsalen und medialen grossen Lappen einen zwei- bis fünfmal verästelten Ast ab und in einen zweiten lateralen Lappen nur einfache oder einmal verästelte kurze Nebenäste, welche Aeste alle 0,11—0,20 mm messen und am Ende blasenförmig erweitert sind. Das Epithel aller Bronchialröhren ist cylindrisch, ohne Wimperhaare und 32—43 μ dick. Umgeben wird dasselbe an allen weiteren Kanälen von einer einschichtigen, aus Spindelzellen gebildeten Ringfaserhaut, die im Profil im Zarten so aussieht, wie die *Muscularis* einer kleinen Arterie. Dagegen zeigt die ungemein dicke (bis zu 0,10—0,13 mm) Faserhülle der Lunge weiter nach aussen keinerlei Differenzirungen und besteht ganz und gar aus einem kleinen und dichtzelligen Gewebe, das jedoch schon Blutgefässe enthält. Die Lungenarterie misst an der Wurzel der Lunge mit allen Hüllen 81 μ und sendet eine gewisse Zahl Aeste in die Lunge, doch bemerke ich ausdrücklich, dass ich mich in diesem Stadium vergeblich bemüht habe, auch nur eine so mässige Gefässentwicklung zu finden, wie sie Boll vom Hühnchen von 8 und 9 Tagen beschreibt (l. i. c.), obschon ich nicht zweifle, dass jetzt schon überall Capillaren um die Epithelröhren herum sich finden. Die spätere Entwicklung der Lunge des Kaninchens habe ich nicht verfolgt und bemerke ich nur, dass an der Luftröhre am 17. Tage bei

einem Durchmesser von 0,32 mm die Quermuskeln der hinteren Wand angelegt sind, und dass am oberen Ende derselben jetzt auch die Knorpel und die *Mucosa* in ihren ersteren Andeutungen sich erkennen lassen.

Lunge des Menschen.

Ueber die frühesten Zustände der Lungen des Menschen liegen nur wenige Erfahrungen vor.

Bei einem Embryo von 25—28 Tagen fand Coste die Lungen in demselben Stadium, das Rathke von einem 5‴ langen Schafembryo beschreibt, als zwei kleine, birnförmige, mit einer einfachen Höhlung versehene Säckchen, welche durch einen kürzeren Gang in das Ende des Schlundes mündeten (*Hist. du dével.* Pl. III, a; Longet, *Traité de phys.* II. pag. 205. Fig. 28). Bei Longet findet sich ausserdem noch die Bemerkung, dass nach Coste die Lungen anfangs eine einfache Aussackung darstellen, die erst in zweiter Linie in zwei sich theile, es findet sich jedoch in dem bisher von Coste Veröffentlichten Nichts auf dieses früheste Stadium bezügliche, und vermuthe ich, dass die Annahme eines solchen nicht wirklich auf Beobachtungen beruht. Was mich betrifft, so habe ich die Angabe von Coste bereits vor Jahren durch eine Beobachtung an einem vier Wochen alten Embryo bestätigt. Die Lungen, deren Länge 0,72 mm und deren Breite 0,40 mm betrug, zeigten genau dieselben Verhältnisse, welche Coste von seinem Embryo beschreibt. Die Anlage der Luftröhre, von der in der Abbildung (Fig. 528) nur ein kleines Stück fehlt, war von der Speiseröhre noch nicht vollkommen abgeschnürt, insofern als wenigstens die Faserhäute beider Kanäle noch verbunden waren, obschon dieselben besondere Höhlungen enthielten. Die zwei sackförmigen Lungen selbst stellten wie eine vor dem untersten Ende der Speiseröhre gelegene Erhebung dar, die mit ihren nach hinten ragenden Enden auch die Seitentheile bedeckte und die Speiseröhre fast wie ein Sattel umgab. Genauer bezeichnet reichten die Lungen selbst noch in den Bereich des obersten Endes des fast noch gerade stehenden, aber doch schon mit der Andeutung eines Blindsackes versehenen Magens (*m*). War schon diess bemerkenswerth, so gestaltete sich die Lage zu den übrigen Organen nicht minder eigenthümlich, indem die Lungen hinten an die Wolff'schen Körper angrenzten und vorn von der allerdings noch kleinen, aber doch schon die ganze Breite der Bauchhöhle einnehmenden Leber bedeckt waren, vor welcher dann wiederum das

Fig. 528.

Fig. 528. Lungen und Magen eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, etwa 12mal vergr. *lr* Luftröhre; *l* Lunge; *s* Speiseröhre; *m* Magen.

Herz seine Lage hatte. Uebrigens waren die Lungen jetzt schon durch eine zarte Membran von den Wolff'schen Körpern einerseits und der Leber und dem Magen andererseits getrennt, die nichts anderes als die Anlage des Zwerchfelles sein konnte, deren genauere Verhältnisse jedoch nicht zu ermitteln gelang. Bezüglich auf den feineren Bau, so bestand, wie bei Thieren, die gesammte Anlage des Respirationsorganes aus einer unverhältnissmässig dicken Faserhaut, die noch ganz aus Zellen zu bestehen schien und einem inneren dünneren Epithelialrohre.

Weitere Entwicklung der Lunge des Menschen.

Die weitere Entwicklung der Lunge ist beim Menschen, ebenso wie bei Thieren, im Ganzen leicht zu verfolgen und lässt sich im Allgemeinen sagen, dass, während die Faserschicht fortwuchert, das innere Epithelialrohr hohle Aussackungen oder Knospen erzeugt, welche, rasch sich vermehrend, bald in jeder Lunge ein ganzes Bäumchen von hohlen Kanälen mit kolbig angeschwollenen Enden erzeugen, von welchen aus dann durch Bildung immer neuer und zahlreicherer hohler Knospen endlich das ganze respiratorische Höhlensystem geliefert wird. Hierbei ist meiner Meinung nach das Epithelialrohr in erster Linie das Bestimmende und nicht, wie Boll annimmt, die Faserhaut und ihre Gefässe (l. i. c.). Doch läugne ich keineswegs, dass nicht auch diese, durch die von ihr ausgeübten Widerstände auf die Gestaltung der einzelnen Theile einwirkt. Möglich, dass auch in späteren Stadien beide Momente sich ziemlich die Wage halten. Dagegen wird Niemand bestreiten können, dass bei der ersten Entstehung des Organes zu einer Zeit, wo die Gefässe noch ganz fehlen, dann bei der Entstehung der Luftsäcke der Vögel (s. Fig. 80 bei Remak) das Epithelialrohr das wesentliche Active ist.

Bildung der grossen Lappen.

Ueber die Entwicklung der Lunge ist nun im Einzelnen noch Manches beizufügen. In der fünften Woche beginnen beim Menschen die Verästelungen des Epithelialrohres der Lungen, deren Verfolgung im Einzelnen kein Interesse darbietet, daher ich nur auf einige Abbildungen vom Menschen und von Thieren verweise (Fig. 529 auf St. 864: J. Müller, *de glandularum secern. structura* Taf. XVII. Fig. 7 von einem $1\frac{1}{2}$'' langen Schafembryo; Coste, *Hist. du dèvel.* Pl. IV *a* vom Menschen: Bischoff, Hundeei. Fig. 42 D, Fig. 45 H: Remak, Unters. Taf. VI, Fig. 82. Lungenlappen eines Schafembryo). Sehr früh treten auch beim Menschen und bei Säugern die grossen Abtheilungen der Lunge auf, dadurch, dass einzelne Abschnitte des Organes mehr vortreten, während zwischenliegende Stellen zurückbleiben und hat schon am Ende des ersten Monates jede Lunge eine schwache Andeutung derselben (Fig. 528 und sind in der achten Woche die Hauptlappen bestimmt ausgeprägt.

Lage der Lungen.

Die Lage des Organes ist im Anfange des zweiten Monates, in der fünf-

ten und sechsten Woche, immer noch sehr eigenthümlich, indem die Lungen nicht neben dem Herzen, welches um diese Zeit die ganze Breite und Tiefe der Brusthöhle einnimmt, sondern unter demselben neben der Speiseröhre und dem Magen, zwischen den Wolff'schen Körpern und der Leber liegen. Die nebenstehende Abbildung von Coste könnte zu dem Glauben verleiten, als ob die Lungen um diese Zeit frei in der Bauchhöhle lägen, dem ist jedoch nicht so, vielmehr sind dieselben, wie genaue Zergliederungen von Kalbsembryonen von 18—20 mm Länge mich gelehrt haben, in denen die Lungen auf demselben Stadium sich befinden, jetzt schon vom Zwerchfell umschlossen und von den Baucheingeweiden getrennt. Dieser Muskel ist jedoch um diese Zeit noch anders beschaffen als später, denn es bildet sein Lendentheil mit den angrenzenden Theilen des Rippentheiles einen hohlen trichterförmigen Sack, der die Lungen genau umschliesst und erst vor denselben in eine mehr horizontale Platte sich umbiegt, die zwischen Herz und Leber sich einschiebt. Gegen das Ende des zweiten Monates kommen die Lungen mit zunehmendem Wachsthume, Vergrösserung der Brusthöhle und mit dem Zurückbleiben des Herzens

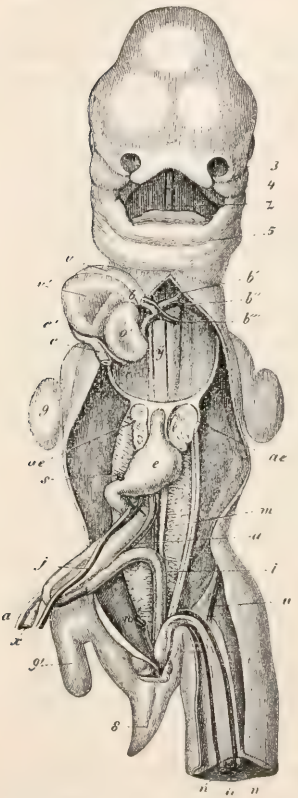


Fig. 529.

Fig. 529. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste; 3 linker äusserer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b Bulbus aortae; b'* erster bleibender Aortenbogen, der zur *Aorta ascendens* wird; *b''* zweiter Aortenbogen, der den *Arcus aortae* gibt; *b'''* dritter Aortenbogen oder *Ductus Botalli; y* die beiden Fäden rechts und links von diesem Buchstaben sind die eben sich entwickelnden Lungenarterien; *c'* gemeinsamer Venensinus des Herzens; *c* Stamm der *Cava superior* und *Azygos dextra; c''* Stamm der *Cava sup.* und *Azygos sinistra; o'* linkes Herzohr; *v* rechte, *v'* linke Kammer; *ae* Lungen; *e* Magen; *j Vena omphalo-mesenterica sinistra; s* Fortsetzung derselben hinter dem *Pylorus*, die später Stamm der Pfortader wird; *x* Dottergang; *a Art. omphalo-mesenterica dextra; m* Wolff'scher Körper; *i* Enddarm; *n Arteria umbilicalis; u Vena umbilicalis*, 8 Schwanz; 9 vordere, 9' hintere Extremität. Die Leber ist entfernt.

scheinbar höher herauf zu liegen und im dritten Monate haben dieselben schon ganz ihre typische Lage neben und hinter dem Herzen.

Innere Veränderungen der Lungen.

Die inneren Veränderungen der Lunge habe ich schon vor Jahren (Mikr. Anat. II. 2. St. 321 flgde., dieses Werk erste Aufl. S. 376) vom Menschen beschrieben. Bei Embryonen der zweiten Hälfte des zweiten Monates sieht die ganze 3,3—4,5 mm lange Lunge schon für das unbewaffnete Auge regelmässig körnig aus, und erkennt man an der ganzen Oberfläche eine gewisse Zahl rundlicher Erhebungen von 0,36 mm, die ich die primitiven Drüsenbläschen nennen will, um Verwechslungen mit den späteren Luftzellen vorzubeugen. Jedes solche Bläschen ist eine am Ende eines Bronchialästchens sitzende Erweiterung, hat innen ein Epithelialrohr mit länglichen Zellen und um dasselbe herum eine aus rundlichen Zellen und sich entwickelnden Fasern bestehende dicke Hülle, welche jedoch nach aussen nicht scharf abgegrenzt ist, sondern durch ein ähnliches, nur minder dichtes Gewebe mit den entsprechenden Hüllen der benachbarten Drüsenbläschen zusammenhängt. Durchschnitte durch solche Lungen ergeben, dass die primitiven Drüsenbläschen um diese Zeit einzig und allein an der Oberfläche der Lappen zu finden sind, während das Innere ganz und gar von den Bronchialröhren, dem umhüllenden Fasergewebe und den sich entwickelnden Gefässen eingenommen wird. Im dritten Monate werden diese Verhältnisse noch deutlicher und vermehrt sich auch die Zahl der primitiven Drüsenbläschen sehr bedeutend, welche nun zum Theil 0,45—0,54 mm messen, während allerdings einzelne auch nur 0,22 mm, ja selbst nur 0,18 mm betragen. Ein Flächenschnitt der Lungenoberfläche erscheint um diese Zeit sehr zierlich und zeigt eine grosse Zahl rundlich polygonaler kleiner Felder von dunklem Aussehen, die primitiven Drüsenbläschen, in deren Mitte ein dickwandiger Ring mit heller Mitte, der scheinbare Querschnitt des Epithelialrohres des Drüsenbläschens sehr deutlich in die Augen springt, dessen aus mehrfachen Lagen länglicher Zellen bestehende Wand nun eine Dicke von 0,056—0,067 mm besitzt, während die ganze Epithelialblase einen Durchmesser von 0,13—0,22 mm hat. Die Art und Weise, wie die Drüsenbläschen sich vermehren, ist im dritten Monate an senkrechten Durchschnitten immer leicht zu sehen und am Ende dieses Monates auch an der Oberfläche wahrzunehmen, und versinnliche ich dieselbe durch die beiden Figg. 531 und 532. Fig. 531 zeigt das Verhalten der Epithelialröhren an einem senkrechten Durchschnitte der Lunge, an dem bei *a* hohle Sprossen des Epithelialrohres der feinsten Bronchialästchen in verschiedenen Stadien der Umbildung in neue gestielte primitive Drüsenbläschen zu erkennen sind. Bei *c* in derselben Figur und noch

besser aus der Fig. 531 ist auch zu entnehmen, dass eine solche Sprossenbildung als Zwei- und selbst Dreitheilung auch an den primitiven Drüsenbläschen selbst sich findet. In beiden Fällen ist es immer das Epithelialrohr, welches den ersten Anstoss zur Sprossenbildung gibt,

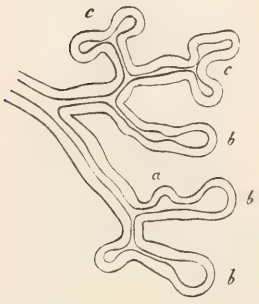


Fig. 530.

Fig. 531.

dadurch dass dasselbe durch wiederholte Längstheilung seiner Zellen in bestimmter Richtung in der Fläche wächst, immerhin hat man sich die Faserhülle der Bläschen doch auch als selbständig mitwuchernd zu denken, wobei jedoch zu bemerken ist, dass dieselbe auch jetzt nach aussen noch keine scharfe Abgrenzung gegen das interstitielle Gewebe zeigt. Dagegen fiel mir bei einem Fötus von 4 Monaten auf, dass die primitiven Drüsenbläschen nach aussen vom Epithel eine sehr deutliche *Membrana propria* besitzen, deren spätere Schicksale ich noch nicht verfolgt habe.

In der nämlichen Weise geht nun die Vermehrung der primitiven Drüsenbläschen und die Zunahme der Verästelung der Bronchialästchen im vierten und fünften Monate immer weiter mit dem einzigen Unterschiede, dass die Bläschen und Bronchialenden zugleich auch immer

Fig. 530. Endverzweigung eines Bronchialastes aus der Lunge eines dreimonatlichen menschlichen Fötus. Es ist nur das Epithelialrohr dargestellt und die Faserhülle weggelassen. *a* hohle Sprossen der feinsten Bronchialästchen; *b* primitive Drüsenbläschen an den Enden derselben; *c* sich theilende Drüsenbläschen. Vergr. 50.

Fig. 531. Ein Segment der Oberfläche der Lunge eines dreimonatlichen menschlichen Embryo, 50mal vergr. Die Epithelialröhren primitiver Drüsenbläschen *a* bilden an der Oberfläche zum Theil schon kleinere und grössere Gruppen wie Läppchen, die von einer gemeinschaftlichen Faserhülle *f* umgeben werden, die jedoch gegen das interstitielle Gewebe *i* nicht scharf abgesetzt ist.

kleiner werden, so dass im vierten Monate die Bläschen 0,18—0,27 mm, im Anfange des fünften Monates nur noch 0,09—0,13 mm, höchstens 0,15 mm messen. Um diese Zeit erscheinen auch die Bläschen alle zu vieleckigen Läppchen von 0,54—1,08 mm vereint, welche oft wieder kleinere Häufchen von vier bis fünf Bläschen unterscheiden lassen. Der Bau dieser Bläschen ist übrigens immer noch derselbe wie früher, nur dass ihre epitheliale Blase nur noch 0,045 mm misst und ein Epithel von 22—36 μ besitzt. Im 4. Monate sah ich auch sowohl in der Luftröhre als in allen Bronchien in den Lungen, ein Flimmerepithel das in der Trachea 34 μ dick war und von nun an in der Lunge sich erhält. Ob auch die letzten blasenförmigen Enden der Bronchien Wimpern führen, liess sich nicht mit voller Sicherheit ermitteln, doch sah ich Bilder genug, die deren Vorkommen vermuthen liessen. Beim Kaninchen ist, wie ich nachträglich bemerke, noch am 23. Tage weder in der Luftröhre noch im Oesophagus Flimmerung vorhanden. Im sechsten Monate schreitet beim Menschen die Vermehrung der feineren Hohlräume der Lunge noch weiter fort und kann man nun die runden, nur noch 56—67 μ grossen und sehr dicht gelagerten Enden der feinsten Bronchien schon als Lungenbläschen bezeichnen, um so mehr als sie nun ein niedrigeres, eher pflasterförmig zu nennendes Epithel von 9—11 μ Dicke besitzen und auch zum Theil mit einander communiciren, was einfach daher rührt, dass nun die Sprossen der Drüsenbläschen nicht mehr vollständig von einander sich sondern.

Bis jetzt folgte die Lunge ganz dem Typus einer gewöhnlichen traubenförmigen Drüse; auf einem gewissen Stadium angelangt, ändert sich jedoch dieser Typus und entstehen die eigenthümlichen kleinsten Lungenläppchen mit den innig vereinten und wie in einen gemeinschaftlichen Hohlraum einmündenden Drüsenbläschen, den Luftzellen, dadurch, dass ein Bronchialende mit den betreffenden endständigen Drüsenbläschen Knospen treibt, die nicht mehr (wie früher) von einander sich trennen und zu neuen gestielten Bläschen werden, sondern alle mit einander verbunden bleiben und später wie in einen gemeinsamen Binnenraum einmünden. Die Bildung der Luftzellen und kleinsten Läppchen, im sechsten Monate beginnend, kommt erst in den letzten Monaten der Schwangerschaft zu ihrer Vollendung, denn während die Luftzellen beim reifen Fötus kaum mehr betragen als im sechsten Monate und selbst in Lungen von Neugeborenen, die schon geathmet haben, nur 68—135 μ messen, nehmen die Läppchen selbst sehr bedeutend an Grösse zu, so dass die secundären Läppchen, die bei sechsmonatlichen Embryonen nur 0,56—2,23 mm Durchmesser besitzen, bei Neugeborenen schon 4,5—9,0 mm und mehr betragen. Wie das Wachsthum der Lunge nach der

Geburt sich verhält, ist noch nicht untersucht, da jedoch die Lungenbläschen des Erwachsenen einen drei bis viermal grösseren Durchmesser besitzen als die des reifen Embryo, so darf wohl angenommen werden, dass in der nachembryonalen Zeit keine neuen Luftbläschen mehr entstehen, vielmehr die ganze Volumenszunahme des Organes bis zur vollen Ausbildung des Körpers einzig und allein auf Rechnung des Wachsthumes der schon vorhandenen Elemente zu setzen ist.

Pleura. Die *Pleura* entwickelt sich in derselben Weise wie das Bauchfell in loco und sind, wie die Fig. 527 zeigt, die beiden Pleurahöhlen da, bevor ihre seröse Auskleidung nachzuweisen ist.

Kehlkopf. Der Kehlkopf wird beim Menschen am Ende der fünften und in der sechsten Woche deutlich als eine längliche Anschwellung am Anfange der Luftröhre, die vom Schlunde aus einen von zwei Wülsten begrenzten spaltenförmigen Eingang zeigt (Coste. *Hist. du dével.* Pl. IV. *a.* Fig. 5). Schon am Ende der sechsten Woche sah ich den Kehlkopf rundlich und verhältnissmässig stark vortretend und zu beiden Seiten des Einganges waren nun auch zwei stärkere Aufwulstungen zu sehen, die Anlagen der *Cartilagines arytaenoideae*, während vor denselben eine schwache Querleiste die erste Anlage der *Epiglottis* darstellte. Nach Reichert sollen die genannten Knorpel — ähnlich wie die Zunge an der Innenseite des ersten Kiemenbogens — als Wucherungen innen am dritten Bogen entstehen, eine Ansicht, der ich mich für den Kehldeckel anschliessen kann; was dagegen den Kehlkopf selbst mit allen seinen Theilen betrifft, so scheint es mir unmöglich zu bezweifeln, dass derselbe in der nämlichen Weise wie die *Trachea* aus dem Schlunde oder mit anderen Worten aus dem Anfange der *Trachea* hervorgeht und keine directe Beziehung zu einem Kiemenbogen besitzt. — In der achten bis neunten Woche beginnt der Kehlkopf zu verknorpeln und seine vier Hauptknorpel deutlich zu zeigen, in welcher Beziehung ich bemerken will, dass ich die alte Angabe von Fleischmann, dass Schild- und Ringknorpel aus zwei getrennten Hälften sich bilden, nicht unterstützen kann. Ringknorpel und Giessbeckenknorpel sind übrigens in frühen Zeiten unverhältnissmässig dick, während der Schildknorpel erst später mehr sich ausbildet. Der Kehldeckel ist noch im dritten Monate eine einfache Querleiste und erhebt sich erst später langsam zu seiner ihm eigenthümlichen Gestalt. Die Kehlkopfstaschen und Bänder im Innern des Kehlkopfes sah ich schon im vierten Monate. In neuester Zeit hat Roth (l. i. c.) darauf aufmerksam gemacht, dass bei Embryonen von Thieren die Kehlkopfshöhle durch Aneinanderlagerung der betreffenden Epithelschichten verklebt ist, eine Angabe, von deren Richtigkeit sich zu überzeugen nicht schwer ist und die auch für den Menschen gilt.

Wenn jedoch Roth S. 155 diese Verklebung nicht als eine secundäre, sondern als eine primäre, und als Rest der ursprünglichen Trennungswand zwischen Mundhöhle und Vorderdarm ansieht, so bemerke ich demselben, dass diese Scheidewand oder die Rachenhaut bei Säugern am Schädel dicht hinter der Hypophysistasche und ventral am ersten Kiemenbogen erheblich vor der Anlage der Schilddrüse ihre Lage hat und somit schon die Gegend der Kiemenspalten ganz dem Vorderdarme angehört.

Noch bemerke ich, dass die Form der Kehlkopfshöhle bei Embryonen eine ganz andere ist als später. Dieselbe stellt im unteren Theile eine sagittal gestellte Spalte dar und über der Stimmritze eine ebensolche Spalte, von der vorn ventral zwei Ausläufer jederseits bogenförmig nach hinten ziehen, so dass das Ganze die Form eines Ankers ohne Hacken darbietet. Vielleicht, dass diese Ausbuchtungen mit den späteren Kehlkopfstaschen zusammenhängen, doch ist ihre Form offenbar eine ganz eigene.

Schilddrüse.

Ueber die Entstehung der Schilddrüse des Hühnchens verdanken wir die ersten genaueren Untersuchungen Remak, aus denen sich das bemerkenswerthe Resultat ergeben hat, dass dieses Organ als Ausstülpung aus dem Schlunde sich hervorbildet. Diese Erfahrungen sind später von Götte, W. Müller und A. Seessel in allem Wesentlichen bestätigt und weiter ausgeführt worden, so dass wir nun über die Drüse des Hühnchens im Ganzen gut unterrichtet sind.

Schilddrüse des Hühnchens.

Die erste Andeutung der Schilddrüse findet man beim Hühnchen nach Seessel bereits am Ende des zweiten Tages, doch erscheint diese Anlage erst am 3. Tage bestimmter ausgeprägt und stellt dann eine sehr leicht nachzuweisende, einfache, in der sagittalen Medianebene gelegene, 0,12—0,17 mm grosse kreisrunde Ausbuchtung des Epithels der vorderen Schlundwand dar, die, wie W. Müller richtig angibt, in der Theilungsstelle des *Bulbus aortae* in die zwei vordersten (2. Aortenbogen ihren Sitz hat und einen Ueberzug von der Faserhaut der Arterien (nach Seessel, dem ich nicht beistimmen kann, vom Endothel des *Bulbus aortae* erhält (W. Müller l. c. Taf. XI. Fig. 1; nicht ganz correcte Zeichnung, weil sie an einem Sagittalschnitte Theile aus sehr verschiedenen Ebenen darstellt; Seessel l. c. Taf. XX. Figg. 1. 2. 3; Taf. XXI. Figg. 1. 2. 5). Am 4. Tage schnürt sich diese Ausstülpung von der Schlundwand ab, indem dieselbe nach W. Müller in eine gestielte Blase sich auszieht (l. c. Fig. 2), deren Gang dann aber sofort schwindet, worauf das blasige Organ (Remak, Tab. V. Fig. 70; Götte, Taf. I. Fig. 13; Seessel, Taf. XX. Fig. 5. 6; Taf. XXI. Figg. 3. 4) nach den übereinstimmenden Angaben von W. Müller und Seessel solid wird. Am 5. Tage schnürt sich dann die einfache Drüse ein (Remak, Taf. IV. Fig. 50; Götte, Taf. I. Fig. 8;

W. Müller, Taf. XI, Fig. 3, und zerfällt in zwei solide kugelige Körper, welche nach und nach und im weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung

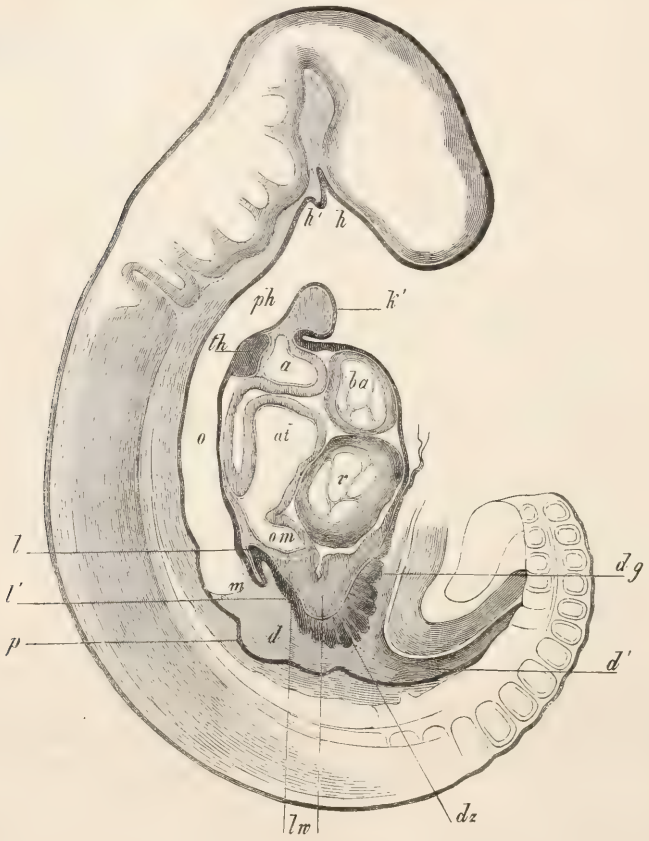


Fig. 532.

immer mehr nach abwärts rücken und endlich ihre bleibende Stelle einnehmen. Die späteren Umbildungen der paarigen Schilddrüsen des Hühnerembryo hat bis jetzt nur W. Müller verfolgt. Jede Schilddrüse

Fig. 532. Sagittaler Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 27,8mal. *k'* erster Kiemenbogen (Unterkiefer); *h* Hypophysistasche; *h'* Nebentasche von Seessel; *ph Pharynx; th* Anlage der Schilddrüse; *o Oesophagus* von der durch den Schnitt nicht getroffenen Lungenanlage noch nicht getrennt; *m* Magen; *l* linker Lebergang; *l'* Anlage des rechten Leberganges; *d Duodenum; p* Pancreasanlage; *dz* Zotten des Dotterganges; *dg* Dottergang; *d'* Darm, hinterer Theil; *lw* Verdickung der Darmfaserplatte in der Lebergegend oder Leberwulst; *om Vena omphalomesenterica; v* Herzkammer; *at Atrium; ba Bulbus aortae; a* Theilungsstelle desselben.

wandelt sich bis zum 9. Brüttage in ein Netz solider, cylindrischer Schläuche von 15—25 μ Dicke um, welche am 12. Tage ein enges spaltförmiges Lumen und leichte Erweiterungen erkennen lassen, neben denen auch schon kugelige Follikel von 12—20 μ sich finden (W. Müller l. c. Taf. XI. Fig. 6 von einem Staarembryo). Bis zum 16. Tage bilden diese Follikel von 16—30 μ Grösse die vorwiegenden Bestandtheile des Organes, doch finden sich neben ihnen noch spärliche cylindrische, in Abschnürung begriffene Epithelschläuche. Hiernach ist das Bildungsgesetz der Schilddrüse des Hühnchens im Wesentlichen dasselbe, wie bei den traubenförmigen Drüsen, die durch solide Sprossen wachsen, nur dass hier die Enden zu selbständigen Blasen sich abschnüren.

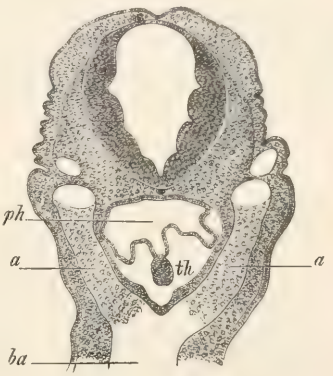


Fig. 533.

Schilddrüse der Säuger.

Die erste Entwicklung der Schilddrüse der Säugethiere, die ich im Folgenden nach meinen Erfahrungen beim Kaninchen vorführe, war bis anhin ganz unbekannt, indem die alten Angaben von Arnold und Rathke, dass dieses Organ aus der Luftröhre sich hervorbilde, theils zurückgenommen wurden, (s. Arnold, Anat. II, S. 1321) theils unrichtig sind.

Bestimmt ausgeprägt und deutlich als solche erkennbar, fand ich die Schilddrüse bei Kaninchenembryonen von 10 Tagen, zu der Zeit, in welcher auch Lunge, Leber und *Pancreas* in der ersten Anlage begriffen sind und stellt die Fig. 532 das Organ im Längsschnitte und die Fig. 533 im Querschnitte dar. In beiden Ansichten zeigt sich die Schilddrüse als eine warzenförmige Verdickung des Epithels des Schlundes, in der Höhe und im Winkel der vordersten Aortenbogen. Im Längsschnitte mass der Wulst 0,22 mm in der Länge, 0,097—0,11 mm in der Dicke und sprang einerseits etwas gegen den Schlund, anderseits aber viel mehr gegen den *Bulbus aortae* und seine Aeste vor, deren Faserwand mit der Faserwand des Schlundes zusammenhing und somit auch den Epithelialwulst der Schilddrüse bekleidete. Der Querschnitt (Fig. 533) zeigte scheinbar keine Vorwölbung des sammt dem vorderen Schlundepithel abgelösten,

Fig. 533. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von 10 Tagen. 47mal vergr. *ba Bulbus aortae; a a* Vorderste Aortenbogen; *ph* Schlund; *th* solide Thyreoideaanlage am abgelösten Epithel der vorderen Schlundwand ansitzend. Ausserdem sind sichtbar: *Chorda, Medulla oblongata, Vena jugularis.*

0,081 mm breiten, 0,118 mm hohen Thyreoideawulstes nach innen, da jedoch die Grube der Faserhaut, in welcher derselbe steckte, sehr deutlich war und kleiner als das Ganze sich ergab, so folgt hieraus, dass die Anlage der Drüse doch auch in diesem Falle nach innen vorragte.

Solche solide Schilddrüsenanlagen habe ich nun mehrere beobachtet und deren Länge, Breite und den *Diameter dorso-ventralis* oder die Höhe ziemlich wechselnd gefunden, wie folgende kleine Tabelle beweist.

	Länge.	Höhe.	Breite.
1) Embryo von 9 Tagen 3 Stunden		0,098	0,076
2) » » 10 » (No. XIII)		0,081—0,17	0,13—0,16
3) » » 10 » (No. XXVII)		0,081—0,108	0,118—0,130
4) » » 10 » (No. XV)		0,22	0,076—0,095
5) » » 11 »	0,135	0,09—0,144	
6) » » 11 »	0,114	0,068	
7) » » 11 »		0,22	0,087 0,015—0,0019 (Breite an der Ausgangsstelle)

Die Form der Schilddrüsenanlage im Querschnitte war entweder die einer nach beiden Seiten ziemlich gleich gewölbten Warze und fand sich diese vorwiegend bei jüngeren Embryonen oder es war das Organ gegen den Schlund zu mehr eben und nur nach aussen gegen die Aorta gewölbt. In allen Fällen aber bestand das Organ durch und durch aus kleinen rundlichen Zellen, die nur gegen die Schlundhöhle und an den Uebergangsstellen des Organes in das benachbarte Schlundepithel eine mehr cylindrische Gestalt annahmen.

Die im Vorigen geschilderte und abgebildete Form ist nicht die allerjüngste, in denen die Schilddrüse auftritt, vielmehr glaube ich als erste Anlage eine Ausbuchtung der vorderen Schlundwand mit verdicktem Epithel bezeichnen zu müssen, die ich bei Embryonen des 9. Tages an der Theilungsstelle des vordersten Aortenbogens beobachtete. In Einem Falle mass das Epithel an der nur mässig entwickelten Ausbuchtung 32 μ, neben derselben 21 μ und an der hinteren Schlundwand 7—8 μ. Ein zweiter Fall zeigte eine stärkere Ausbuchtung von 64 μ Breite und 54 μ Höhe oder Tiefe mit einem Epithel von 32 μ, die fast so aussah, wie die in der Fig. 82 dargestellte vordere Pharynxbucht, aber noch tiefer war. Diesem zufolge ergibt sich wenigstens in so fern eine Uebereinstimmung zwischen den Säugern und dem Hühnchen, als auch bei den ersteren eine Ausbuchtung des Pharynxepithels bei der Bildung der Schilddrüse das Primäre ist, wogegen allerdings die Ausbuchtung nicht als solche zu einer Blase sich abschnürt, sondern in zweiter Linie durch

Wucherung ihrer Elemente sich zu einem warzenförmigen Vorsprunge umgestaltet und dann erst vom Epithel sich löst.

Eine solche Lösung tritt nämlich auch bei dem Kaninchen ein und zwar am 11. Tage. Bevor dieselbe zu Stande kommt, wird die Anlage der Schilddrüse in der Seitenansicht hackenförmig, indem sie in eine nach hinten gerichtete Spitze sich auszieht und zugleich verschmälert sich die Stelle, mit der sie mit dem Pharynxepithel zusammenhängt, immer mehr (s. die obige Tabelle), bis sie endlich ganz von demselben sich löst. Während diess geschieht, vergeht der zweite Aortenbogen und kommt die nun freie Drüse an die ventrale Seite des 3. Bogens zu liegen, um endlich mit der letzten Umwandlung dieses Bogens ihre bleibende Lage zwischen den Carotiden und vor dem Anfange der Luftröhre anzunehmen.

Abgeschnürte Drüsen massen:

		Länge.	Breite.	Höhe.	
1	am 11. Tage		0,14	0,16	
2	» 11. »		0,11—0,12	0,11—0,14	
3	» 12. »	0,20		0,036—0,050	
4	» 14. »	0,21		0,081	
5	» 16. »	0,31—0,34		0,14	
6	» 17. »		0,18	0,48—0,54	Seitenlappen des Organs.
7	» 17. »		0,22—0,28	1,0—1,14	

Die weitere Ausbildung und Umgestaltung der abgeschnürten *Thyreoidea* betreffend, so hat dieselbe in der Seitenansicht anfangs eine bogenförmig gekrümmte Halbmond- oder Birnform mit der Concavität nach den Aortenbogen zu, verdickt sich jedoch später in der Mitte mehr und verschärft sich nach den Rändern zu, sodass sie im Quer- und Längsschnitte einem Dreiecke mit schwach eingebogener einer Seite gleicht. So findet man die Drüse noch am 14. Tage immer noch einfach und ohne Höhlung, doch beginnen nun wichtige Veränderungen. Die Drüsenanlage wächst in die Quere und allmälig bogenförmig um die Luftröhre herum und treibt zugleich Sprossen, die wiederum sich verästeln und nach und nach Höhlungen erhalten. Am 15. Tage liegt die Drüse noch ganz vor der Luftröhre, und besteht aus einem einzigen gewundenen cylindrischen Strange mit einfachen Ausläufern, die an den Enden meist kolbig verbreitert sind. Der Durchmesser dieser Drüsenelemente ist 37—54 μ und sind dieselben z. Th. solid, z. Th. mit kleinen Höhlungen versehen, was besonders von den Enden gilt, von denen einzelne vielleicht schon als Blasen abgeschnürt sind. Am 16. und 17. Tage nimmt, indem die Drüse um die Luftröhre herumwuchert und in zwei grössere Seitenlappen und einen niedrigen *Isthmus* zerfällt, die Bildung der Aus-

läufer, die nun auch sich verästeln, so zu, dass es immer schwerer wird, den eigentlichen Bau der Drüse zu erkennen (Fig. 534), doch glaube ich ganz bestimmt dahin mich aussprechen zu können, erstens, dass keine Anastomosen der Drüsenstränge da sind, wie sie W. Müller beschreibt, und zweitens, dass die Drüse lange Zeit hindurch ein Ganzes bildet und dass beim Kaninchen keine Theilung in zwei Drüsen statt hat. Ich vermag die Schilddrüse in diesen Stadien nicht besser als mit einer sich entwickelnden, zusammengesetzten, schlauch- oder traubenförmigen Drüse

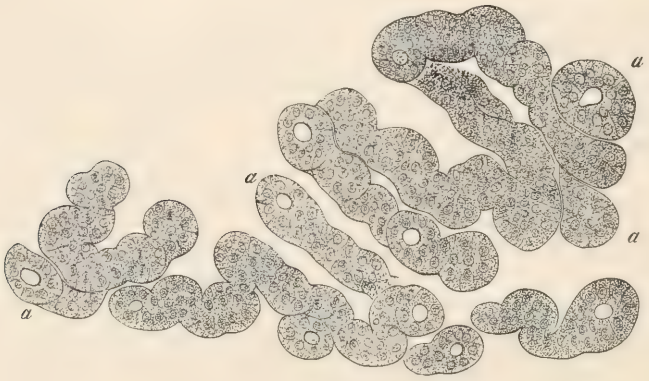


Fig. 534.

zu vergleichen, die keine Ausmündung hat und habe ich noch bei Kaninchen von 17 Tagen einen bogenförmigen, von einer Seite zur andern verlaufenden Hauptgang oder Strang gesehen, der an allen Seiten mit Nebenästen besetzt war und am dorsalen dicksten Theile der Seitenlappen so aufgeknäuelt erschien, dass seine Verhältnisse nicht genauer zu verfolgen waren. Bei solchen älteren Embryonen ist auch leicht zu sehen, dass die Enden der Drüsenausläufer als Blasen sich abschnüren, sowie dass auch in den cylindrischen Drüsenelementen da und dort Höhlungen auftreten, so dass somit die histologische Ausbildung der Drüse ganz so vor sich geht, wie wir es oben beim Hühnchen sahen.

Die eigenthümlichen Sprossenbildungen und Abschnürungsvorgänge, das Auftreten solider Epithelialknospen und langer ästiger Epithelstränge sind schon vor längerer Zeit von Remak (Untersuchungen) und mir (Mikr. Anat. und erste Aufl. d. Werkes) beobachtet worden und hat dann später W. Müller in einer ausführlichen Arbeit (l. i. c.) diese Angelegenheit weiter verfolgt.

Fig. 534. Querschnitt eines Seitenlappens der Schilddrüse eines Kaninchenembryo von 16 Tagen. 190mal vergr. *a* in Abschnürung begriffene Enden der Drüsenschläuche.

Die erste Entwicklung der Schilddrüse des Menschen ist unbekannt. Schilddrüse des Menschen.
Im 2. Monate besteht die Drüse nach W. Müller aus einem schmalen *Isthmus* und dickeren seitlichen Lappen, wonach meine frühere Angabe (erste Auflage), dass die Drüse in der 7.—8. Woche doppelt sei, die auf einem Uebersehen des *Isthmus* beruht, zu verbessern ist. W. Müller fand im 2. Monate nur cylindrische Schläuche von 0,044 mm Durchmesser, wogegen von mir am Ende dieses Monates bereits Drüsenblasen gesehen wurden, neben denen wohl auch cylindrische Stränge dagewesen sein werden. Im 3. Monate fand ich die Drüse aus Bläschen von 0,036—0,11 mm gebildet und glaubte auch zu sehen, dass dieselben durch Treiben von rundlichen Sprossen und Abschnürung derselben sich vervielfältigen (Mikr. Anat. II. 2. 1852, S. 331). W. Müller fand im 5. Monate, bei Neugeborenen und bei Kindern von 3 Jahren neben Follikeln von 0,014—0,040 (5. Monat) und 0,045—0,15 mm (Neugeborene) auch ein Netz cylindrischer, im Mittel 14—24 μ dicker Schläuche, deren Anwesenheit ich an Embryonen des 4. und 6. Monates bestätigt finde, mit dem Bemerken jedoch, dass ich auch hier von einem Netze nichts wahrnehme.

Noch bemerke ich, dass an etwas ausgebildeteren Embryonen des Menschen und von Thieren der Gefässreichthum der Schilddrüse ein ganz auffallender ist und namentlich in die Augen springt, wenn man die naheliegende *Thymus* oder die Speicheldrüsen zur Vergleichung heranzieht.

An Lunge und Schilddrüse reihe ich nun noch die *Thymus* an, *Thymus.*
nicht nur, weil dieselbe der Lage nach zu diesen Organen gehört, sondern auch, weil ich gefunden zu haben glaube, dass dieselbe ein epitheliales Organ ist und aus einer Schlundspalte hervorgeht.

Da die *Thymus* in neuerer Zeit allgemein als ein lymphdrüsenartiges Organ und als vom mittleren Keimblatte abstammend angesehen wird, so will ich zuerst berichten, dass ich durch das Studium des Baues der *Thymus* von Säugethierembryonen auf die Vermuthung geführt wurde, dass dieselbe ein epitheliales Organ sei. Zu einer Zeit, wo über die Bedeutung des Organes keine Zweifel möglich sind, wo die *Thymus* mit ihrem unteren Abschnitte bereits in der Brusthöhle liegt und gelappt ist, besteht dieselbe nach Art einer Drüse aus einem von Epithelzellen ausgekleideten Schlauche, der dadurch sich auszeichnet, dass die scheinbar von mehreren Reihen vorwiegend länglicher Zellen gebildete Wand sehr dick (von 40—54 μ) und die Höhle im Allgemeinen sehr eng ist (von 8—10—12 μ im Mittel). Vergleicht man einen solchen dickwandigen Schlauch (Fig. 535) mit einer Kiemenspalte eines jüngeren Embryo, so erscheint die Uebereinstimmung im Baue so auffallend, dass jeder, auch

wenn er nicht wüsste, dass Remak seiner Zeit gewisse Abschnürungsgebilde der hinteren Schlundspalten des Hühnchens anfänglich als *Thymus* gedeutet, auf den Gedanken kommen muss, dass die embryonale *Thymus* der Säuger zu den Schlundspalten in Beziehung stehe, wie ich diess nun in der That nachweisen zu können glaube.

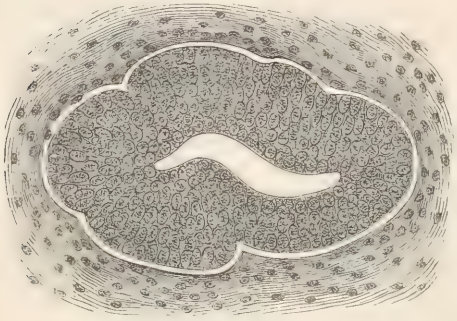


Fig. 535.

Ein Organ, das unzweifelhaft als *Thymus* gedeutet werden muss, findet sich bei Kaninchenembryonen von 14—16 Tagen und 15—18 mm Länge. Am 16. Tage bestimmte ich die Länge des Organes an einem Längsschnitte auf 1,02 mm. Am unteren Ende war dasselbe 0,28 mm breit und mit einfachen rundlichen oder birnförmigen Lappen besetzt, am oberen Ende dagegen einfach und nur 0,11—0,14 mm breit. Der Bau war, wie oben angegeben, eine Höhlung jedoch nur im oberen Theile zu erkennen und was die Lage anbetrifft, so befand sich das Organ in der Höhe des 6., 7. und 8. Wirbels vor der Luftröhre und über dem Herzen.

Bei einem 14. Tage alten Embryo fand ich die *Thymus* an einer Serie von Querschnitten wesentlich von derselben Gestalt wie bei dem vorhin erwähnten Embryo, nur in allen Dimensionen geringer. Das untere breitere Ende einer jeden Thymushälfte mass 0,43 : 0,32 und 0,27 : 0,48 Breite und Höhe und war von einer gewissen Anzahl (5—8 warzen-, keulen- oder walzenförmigen Knospen von 0,108—0,160 mm Länge und 0,054—0,108 mm Breite die grössten besetzt. Aufwärts wurde das Organ schmäler, die Knospen spärlicher und kleiner und schwanden schliesslich ganz, so dass zuletzt nur ein einfacher Kanal von 0,10—0,12 mm übrig blieb. Dieser Kanal war durch das ganze Organ zu verfolgen und ging auch in die Knospen ein, deren Enden jedoch solid zu sein schienen.

Kaninchenembryonen von 14 Tagen sind die jüngsten, bei denen ich die *Thymus* schon ausgebildet antraf, dagegen habe ich bei Embryonen vom Anfange des 14. und vom 13. Tage Bildungen gesehen, die nicht anders denn als sich entwickelnde Thymusdrüsen gedeutet werden konnten. Und zwar waren diese Gebilde unzweifelhaft umgewandelte

Fig. 535. Querschnitt durch einen Theil der *Thymus* eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 345mal.

Kiemenspalten, d. h. Spalten, die von innen und aussen sich geschlossen und in längliche Säckchen umgebildet hatten. Bei einem Embryo vom Anfange des 14. Tages sah ich an sagittalen Längsschnitten diese Verhältnisse am deutlichsten. Von der ersten Kiemenspalte war, abgesehen von den aus ihr hervorgegangenen Theilen des Ohres (s. oben), nichts mehr zu sehen. Dagegen war die zweite Kiemenspalte der linken Seite in einen langgezogenen, fast senkrecht stehenden Schlauch von 0,48 mm Länge und 0,1 mm Breite am breitesten Theile umgewandelt, der an seinem oberen Ende einen soliden, kurzen, cylindrischen Anhang besass und ganz den Bau der späteren Thymus zeigte. Auf der rechten Seite war in der Gegend der zweiten Spalte ein ebensolches Organ sichtbar. Dasselbe mass 0,33—0,59 mm in der Länge, 0,057—0,11 mm in der Breite und war nicht nur am oberen Ende solid und mit Knospen besetzt, sondern zeigte auch am unteren Ende einen solchen soliden Anhang.

Aehnliche Wahrnehmungen habe ich nun noch bei mehreren anderen Embryonen desselben Alters gemacht und stehe ich demzufolge und in Anbetracht dessen, was oben über den Bau der embryonalen *Thymus* bemerkt wurde, nicht an, die Thymusanlage des Kaninchens als eine in einen Schlauch umgewandelte Kiemenspalte zu erklären. Dagegen möchte ich die Frage noch offen lassen, welche von den hinteren Kiemenspalten, die 2., 3. oder 4., zur ächten *Thymus* sich umbildet, denn wenn ich auch gerade an der 2. Spalte, wie oben erwähnt, Umbildungen gesehen habe, die auf Beziehungen zur *Thymus* schliessen liessen, so scheint mir doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass mehrere Kiemenspalten an der Bildung thymusähnlicher Organe sich betheiligen, indem ich gerade beim Kaninchen solche Gebilde über (vor) dem typischen Organe angetroffen habe, welche kaum von einer anderen Kiemenspalte als von der zweiten abgeleitet werden konnten, in welchem Falle dann die ächte *Thymus* von einer der hinteren Spalten abstammen würde.

Ist meine Darstellung der ersten Entwicklung der *Thymus* richtig, so erhebt sich dann die grosse Schwierigkeit, die Entwicklung und den Bau der embryonalen *Thymus* mit der Structur des älteren und fertigen Organes in Einklang zu bringen, welche wie bekannt nicht die geringsten Uebereinstimmungen mit einem epithelialen Organe zeigt, sondern aus einem gefässhaltigen *Reticulum* mit lymphkörperchenartigen Zellen in seinen Maschen besteht. Was ich in dieser Beziehung beim Kaninchen gefunden habe, ist folgendes. Die *Thymus* behält bis zum 18. Tage ihre primitive Structur und ändert sich nur in sofern, als ihr unteres Ende immer mehr Knospen treibt und allmälig die Form einer einfacheren

traubenförmigen, mit zahlreichen grossen Drüsenbläschen besetzten Drüse annimmt, während das obere Ende einfach bleibt. Eigenthümlich ist jetzt schon, dass die Drüsenbläschen alle solid sind, während im Innern der ursprüngliche Thymuskanal noch besteht. Zwischen dem 20. und 23. Tage vollzieht sich nun die Hauptumgestaltung des Organes dadurch, dass die Zellen desselben immer kleiner und unscheinbarer werden, bis sie endlich, nachdem auch ihre Grenzen, die früher schon nie besonders deutlich waren, ganz sich verwischt haben, wie Ansammlungen kleiner rundlicher Kerne mit wenig Zwischensubstanz erscheinen und der Bau des Organes seinen epithelialen Charakter verloren und den bekannten der Thymussubstanz angenommen hat. Mit dieser Umgestaltung geht eine andere von fundamentaler Wichtigkeit Hand in Hand, nämlich das Einwachsen von Gefässen und Bindesubstanz in die dicken Wandungen des Organes. Dasselbe beginnt gleichzeitig mit der Umwandlung der Zellen der Wand und erscheinen zuerst schmale Gefässsprossen zwischen den Drüsenblasen oder Körnern, welche von einer äusseren gefässhaltigen, aber von dem umliegenden Gewebe nicht scharf differenzirten Hülle abgehen. Wie dieselbe in die Drüsensubstanz hineinwachsen, lässt sich nicht nachweisen, aber wo früher nichts von Gefässen zu sehen war, findet man solche in einem gewissen Stadium in reichlicher Menge und ist der Schluss nicht abzuweisen, dass dieselben von aussen in die umgewandelte epitheliale Wand sich hineingebildet haben. An solchen Drüsen unterscheidet man nun auch deutlich eine dichtere, in Carmin dunkler sich färbende Rindenlage und eine innere helle Markmasse, in der nun keine Höhle mehr enthalten ist, welcher Unterschied in der verschiedenen Menge der Kerne (Zellen?) und vielleicht auch der Gefässe begründet ist. Ganz denselben Bau wie die *Thymus* älterer Kaninchenembryonen besitzt auch die *Thymus* des menschlichen Embryo vom 3. Monate an aufwärts bis zur Geburt und bezweifle ich nicht, dass dieselbe ganz ebenso sich entwickelt. In der That stehen auch die bisherigen Erfahrungen über die erste Entwicklung der *Thymus* beim Menschen und bei Thieren nicht nothwendig dem entgegen, was ich bei Kaninchen gefunden.

Der erste Beobachter früher Stadien der *Thymus*, Bischoff, beschreibt dieselbe bei gestreckt 1″ messenden Rindsembryonen als zwei sehr zarte, dicht neben einander vor der Luftröhre gelegene Blastemstreifen, die am Kehlkopfe mit der Schilddrüse zusammenzuhängen schienen (Entw. St. 288). Etwas später schildert auch J. Simon (*A phys. essay on the thymous gland.* London. 1845. pag. 20 u. flgde.) die *Thymus* von Schweins- u. Rindsembryonen von $^3/_4$—$1^1/_2$″ in ähnlicher Weise, nur liegt dieselbe nach ihm längs der Carotiden vom Herzen an bis in

die Höhe des Unterkiefers. Nach Simon besteht die Thymusanlage aus einem von einer zarten structurlosen Membran gebildeten Schlauche von nur 0,03 mm. mit stellenweisen spindelförmigen Verdickungen der äusserlich schwache Andeutungen einer Hülle von embryonalem Bindegewebe zeigt und im Innern anfangs nichts als eine körnige Masse enthält, neben der aber bald auch eine gewisse Zahl von Kernen auftritt. Diese Erfahrungen von Simon habe ich schon früher (erste Aufl.) für 1—1½″ lange Rindsembryonen bestätigt mit Ausnahme dessen, was sich auf den Inhalt des Schlauches bezieht, den ich aus kernhaltigen Zellen zusammengesetzt fand, und kann ich nach neueren Erfahrungen mittheilen, dass die *Thymus* der Wiederkäuer in den ersten Zeiten durch ihren geringen Durchmesser vor derjenigen der Kaninchen sich auszeichnet und eine sehr enge Höhle besitzt.

Weitere Entwicklung der *Thymus*.

In Betreff der weiteren Entwicklung der *Thymus* der Säugethiere mit Bezug auf die äussere Gestaltung bemerke ich noch folgendes. Von dem primitiven Thymusschlauche aus bilden sich seitliche Wucherungen, welche, anfangs einfach, bald zu ganzen Gruppen von Knospen sich umbilden, die den Kanal in seiner ganzen Länge besetzen und die ersten Andeutungen der grossen Thymusläppchen darstellen. So findet man noch bei 2½—3‴ langen Rindsembryonen alle Stadien der Entwicklung an der grossen, leicht darstellbaren, weissen und vom Kieferwinkel bis zum Herzen verlaufenden *Thymus*, indem selbst um diese Zeit die in der Höhe des Kehlkopfes liegende schmale Stelle des Organes aus nichts als aus dem gewucherten primitiven Thymusschlauche besteht, an dem dann nach auf- und abwärts alle Stadien der Sprossenbildung leicht nachzuweisen sind (Fig. 536 . Weiter werden dann die Sprossen immer zahlreicher und verwickelter, bis am Ende die Drüsenläppchen des Organes aus ihnen hervorgehen, wie diess schon vor Jahren J. Simon zutreffend geschildert hat. In Betreff der Höhlungen der älteren *Thymus* von Thieren, so bin ich der Ansicht, dass dieselben nicht aus der primitiven Thymushöhle hervorgehen, sondern nur durch Erweichung der Marksubstanz des Organes entstehen.

Was den Menschen anlangt, so habe ich die *Thymus* in der siebenten Woche im unteren Theile schon gelappt, im oberen, am Halse bis zur *Thyreoidea* hin gelegenen Abschnitte einfach gefunden. Bei einem Embryo von zehn Wochen war das doppelte Organ im unteren Theile dreieckig, 1,98 mm lang, 2,4 mm breit und ging nach oben in zwei 1,44 mm lange, 0,36 mm. am Ende nur 0,09—0,045 mm breite Hörner aus. Diese Hörner bestanden jedes wesentlich aus einem einfachen mit Zellen gefüllten Cylinder mit einer zarten scheinbar structurlosen Hülle von 2 μ und einer stärkeren Bindegewebsschicht, doch war

ihr oberes und unteres Ende nicht ganz gleich, indem ersteres nur leicht gewunden und zum Theil an den Rändern etwas buchtig war, während das andere stark buchtig und mit vereinzelten oder haufenweise beisammenstehenden Auswüchsen von 45—68 μ besetzt war, die zum Theil schon wie eine innere Höhlung zeigten. Der dickere Brusttheil des Organes war mit Läppchen von 0,18—0,22 mm versehen, an denen wiederum einfachere Drüsenkörner sichtbar waren. In der zwölften Woche war die *Thymus* nicht viel grösser, aber auch an den Hörnern mit Läppchen (0,27—0,54 mm) besetzt.

Fig. 536.

Ueber die späteren Entwicklungsverhältnisse der *Thymus* zu reden ist hier nicht der Ort und verweise ich in dieser Beziehung auf die Handbücher der Anatomie und Gewebelehre.

So eigenthümlich nach dem hier Mitgetheilten die Entwicklung der *Thymus* auch ist, so lässt sich dieselbe doch mit anderen Organen in Parallele bringen. Vor nicht langer Zeit hätte man kaum die Annahme machen dürfen, dass ein aus dem äusseren oder inneren Keimblatte hervorgehendes Organ später in eine Art gefässhaltige Bindesubstanz sich umwandelt. Nachdem nun aber die merkwürdigen Umbildungen gewisser Theile des Medullarrohres bekannt geworden sind, wie sie in der Zirbel, dem kleinen Lappen der *Hypophysis* und dem primitiven hohlen *Opticus* namentlich vor sich gehen, kann auch das, was ich bei der Umbildung einer Kiemenspalte in die *Thymus* gefunden habe, nicht mehr allzusehr auffallen. Immerhin muss hervorgehoben werden, dass vom Darmdrüsenblatte ähnliche Umbildungen sonst nicht bekannt sind und dass es sich bei der *Thymus* doch um ein Organ von einer gewissen functionellen Bedeutung handelt, was bei der Zirbel und dem Hirnanhange nicht der Fall ist.

In Betreff der drüsenähnlichen Organe in der Nähe des Kehlkopfes ist noch manches zu untersuchen und erwähne ich hier folgende nicht hinreichend aufgeklärte Verhältnisse.

Nebenschilddrüsen des Hühnchens.

1. Bei Hühnerembryonen finden sich nach A. Seessel paarige Nebenschilddrüsen. Dieselben liegen in Einer Höhe mit dem Oberkiefer,

Fig. 536. Ein Stück des oberen Endes der *Thymus* eines 3″ langen Kalbsembryo etwa 30mal vergrössert. *a* einfacher noch nicht mit Knospen besetzter oberer Theil des Thymusschlauches; *b* mit Knospen verschiedener Grösse besetzter Theil des Kanales; *c* hellere Marksubstanz, die spätere Höhle des Thymuskanales.

sind rundliche, durch einen engen Gang mit der Schlundhöhle communicirende hohle Gebilde von 0,125 mm Grösse. Am 5. Tage trifft man diese Organe als länglich ovale solide Körper, welche ungefähr 0,115 mm oberhalb der Schilddrüse dicht an der *Vena jugularis* nach hinten und aussen von der eigentlichen Schilddrüse entfernt liegen. Sie zeigen an der Peripherie radiär gestellte cylindrische, im Innern unregelmässig kubische Zellen. Am 7. Tage stellen die Nebenschilddrüsen zwei länglich ovale, 0,4 mm oberhalb der Schilddrüse an der *Trachea* beiderseits dicht anliegende Körper dar, von denen jeder aus einem einzigen 0,124 mm langen und 83 μ hohen, von Gefässen umgebenen Follikel mit Cylinderzellen besteht Seessel l. c. S. 457, Taf. XX, Fig. 4, 5 *B*; His No. 12, Taf. XI, IV 2, No. 47 S. 75, 77, Fig. 67 2).

Schlundspaltdrüsen des Hühnchens.

2. Nach Remak wandeln sich die zwei hinteren Schlundspalten des Hühnerembryo jede in ein geschlossenes Säckchen um, welche in den Zwischenräumen der letzten Aortenbogen liegen und später solid werden, an deren Stelle nach dem achten Tage auch drei oder mehr solche Organe jederseits sich finden, indem dieselben wahrscheinlich durch Abschnürung sich vermehren. Die Unterschiede dieser Drüsen von der Schilddrüse treten nach dem 10. Tage noch stärker hervor, indem sie nicht in demselben Masse sich vergrössern und farblos bleiben, während die *Thyreoidea* Blutgefässe entwickelt. Gegen das Ende des Eilebens entfernen sich diese Organe von der Schilddrüse und gelangen in den vorderen Mittelfellraum. An reifen Hühnchen lassen sich kaum Spuren dieser Drüschen in Gestalt kleiner weisser Körner in der Nähe des Aortenbogens finden.

Remak verglich diese »Schlundspaltdrüsen oder Nebendrüsen der Schilddrüse« zuerst mit der *Thymus*. Nachdem aber Ecker (Icon. phys. Tab. VI, Fig. 5) ein anderes Organ als *Thymus* des Hühnchens beschrieben hatte, nämlich eine oberhalb der Schilddrüse gelegene weisse grosse gelappte Drüse, die sich nicht auf das Darmdrüsenblatt zurückführen lässt, gab er diese Ansicht auf (Remak S. 39 u. 123, Taf. V, Fig. 70; Taf. VIII, Figg. 8 *a*, 8 *b*, 9 *a*, 9 *b*), ob mit Recht, muss jetzt sehr fraglich erscheinen.

Wimperblasen der *Thymus* der Katze.

3. Bei jungen Katzen kommen nach Remak als Anhänge der *Thymus* eigenthümliche gestielte wimpernde Blasen vor. Der Stiel dieser Blasen, der auch flimmern kann, hängt mit den Thymusläppchen so innig zusammen, dass man daraus schliessen könnte, dass die *Thymus* ebenfalls ein abgeschnürtes Drüsengebilde sei (Remak S. 124, Taf. VIII, Figg. 9, 10).

4. Am oberen Ende der *Thymus* neugeborener Kätzchen, woselbst auch Wimperblasen vorkommen, beschreibt Remak eine kleine gelbliche Drüse, welche weder mit der *Thymus*, noch mit den Lymphdrüsen, noch mit der Schilddrüse im Bau übereinkommt. Sie besteht aus granulirten gelblichen, locker nebeneinander liegenden Zellen, die den Leberzellen ähnlich sind. Remak vermuthet, dass diese Drüse den Schlundspaltdrüsen des Hühnchens homolog sei (Remak S. 191).

Räthselhafte Halsdrüsen des Kaninchens.

5. Auch ich habe bei Kaninchenembryonen räthselhafte Organe in der Schlundgegend gefunden, über die ich folgendes mittheile:

a) Bei zwei Embryonen des 15. Tages fand sich zwischen *Trachea* und *Oesophagus* medianwärts von der Schilddrüse ein paariges thymusähnliches Organ, im Querschnitte von länglich runder Gestalt und geringer Längenausdehnung, das in einigen Schnitten eine deutliche Höhlung zeigte, jedoch keine so schönen cylindrischen Zellen besass wie die ächte *Thymus*, die an der nor-

malen Stelle vor den Halsgefässen auch da war. Die Grösse dieser Nebenthymus war in dem einen Falle 0,148 mm. im andern 0,16 mm in der Breite, 0,21 mm in der Tiefe, während die zwei wahren *Thymus* bei demselben Embryo 0,11 und 0,21 mm massen. Dasselbe Organ fand ich auch bei zwei Embryonen des 16. Tages und bei einem von 17 Tagen. Im letzteren Falle war derselbe 0,24 mm tief und 0,17 mm breit und zeigte im Innern Höhlungen und, wie mir schien, Gefässe.

b) Bei einem Kaninchen von 14 Tagen fand ich ein thymusähnliches Organ an der ventralen Seite der noch sehr unentwickelten *Thyreoidea* dicht am vordersten *Arcus aortae* von 0,13 mm Länge und 54 μ Dicke. Dieses Organ lag so dicht an den Schilddrüsen an, dass ich dasselbe zuerst für einen Theil derselben hielt, wogegen starke Vergrösserungen leicht den verschiedenen Bau nachwiesen.

c) Bei einem Kaninchenembryo von 16 Tagen war der Seitenlappen der *Thyreoidea* aus zwei Theilen gebildet. Der eine lag an der gewöhnlichen Stelle, der andere an der lateralen Seite der *Carotis* vor dem *Vagus* und hinter dem obersten Ende der *Thymus*.

Alle diese Beobachtungen fordern gewiss zu weiteren Untersuchungen der drüsigen Organe des Halses auf und machen es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Kiemenspalten auch bei Säugethieren Umbildungen erleiden, von denen man bisher keine Ahnung hatte. Hierbei wäre auch die Carotidendrüse in den Kreis der Untersuchungen zu ziehen.

§ 58.

Leber, Pancreas, Milz.

Leber.

Die Leber ist beim Säugethierembryo und beim Menschen das drüsige Organ, welches nach den Wolff'schen Körpern zuerst entsteht und fällt ihr Auftreten beim Menschen in die 3. Woche. Beim Hühnchen zeigt sich die Leberanlage in der ersten Hälfte des 3. Tages (in der 55.—58. Brütstunde nach Remak) später als der Urnierengang, aber eher früher als die ersten Drüsenkanälchen der Urniere. Den Untersuchungen der Mehrzahl der älteren Embryologen zufolge, zu denen in neuerer Zeit auch Remak und Götte sich gesellen, darf es als ausgemacht betrachtet werden, dass beim Hühnchen die Leber uranfänglich in Form von zwei Blindsäcken, den primitiven Lebergängen von Remak, auftritt, die unmittelbar hinter der Anlage des Magens aus der ventralen Wand des *Duodenum* hervorsprossen, in die Lücke (Halshöhle, Parietalhöhle des Kopfes) hineinragen, die das Herz enthält und wie die Lungenanlagen aus beiden den Darm zusammensetzenden Lagen bestehen (Remak Fig. 72; Götte Fig. 54). Diese Blindsäcke, von denen (s. Götte S. 67 Anm. 28) der eine längere vorn und links parallel dem Vorder-

Leber des Hühnchens.

darme, der andere mehr nach hinten und rechts liegt, umfassen bald den Stamm der *Vena omphalomesenterica* und bilden dann durch fortgesetzte Sprossenbildung und Wucherung ihrer beiden Lagen ein compactes Organ, in das sofort Aeste der genannten Vene sich hineinbilden, wie dies weiter unten des Näheren geschildert werden soll.

Leber der Säuger.

Beim Menschen ist die erste Entwicklung der Leber noch ganz unbekannt und auch von Säugethieren besassen wir bis vor Kurzem einzig und allein eine Beobachtung von Bischoff, der bei Hundeembryonen die Leber zweimal in dem Stadium sah, das in den Fig. 537 und 538 dargestellt ist, nämlich in Gestalt kleiner doppelter Ausbuchtungen der Wandungen des *Duodenum*. Diese grosse Lücke in unseren Erfahrungen veranlasste mich der Leberentwicklung beim Kaninchen so genau als möglich nachzugehen und theile ich im Folgenden meine Wahrnehmungen mit.

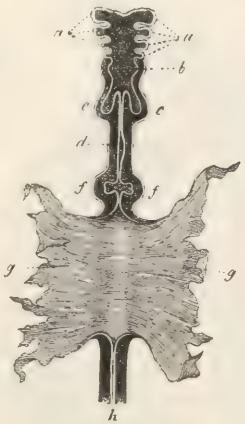


Fig. 537.

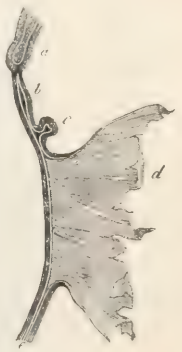


Fig. 538.

Leber der Kaninchen.

Die Leber entwickelt sich beim Kaninchen am 10. Tage bei Embryonen von 4.0 mm Länge (bei Messung der am gekrümmten Embryo am weitesten von einander abstehenden Puncte) und verweise ich zur richtigen Auffassung der hier vorkommenden schwierigen Verhältnisse auf die Figg. 539 u. 540. Von diesen bespreche ich vor Allem den Längsschnitt Fig. 539, der, wenn auch nicht den allerersten, doch einen so frühen Zustand der Leber zeigt, dass dieselbe noch keinerlei Parenchym besitzt. Dieselbe besteht nämlich in diesem Stadium einzig und allein aus einem kurzen Blindsacke (*l*), der an der Grenze zwischen *Duodenum* (*d*) und Magen (*m*) aus der ventralen Wand des *Duodenum* hervorkommt und aus dem gut entwickelten Epithelialrohre des Darmes und der Darmfaserplatte besteht, welche

Fig. 537. Darm des in Fig. 176 dargestellten Hundeembryo von unten vergr. dargestellt. Nach Bischoff. *a* Kiemen- oder Visceralbogen; *b* Schlund- und Kehlkopfanlage; *c* Lungen; *d* Magen; *f* Leber; *g* Wände des Dottersacks, in den der mittlere Theil des Darmes noch weit übergeht; *h* Enddarm.

Fig. 538. Derselbe Darm von der Seite gesehen. *a* Lungen; *b* Magen; *c* Leber; *d* Dottersack; *e* Enddarm.

hier zugleich auch die *Vena omphalomesenterica* enthält (*om*) und somit nicht als besondere Umhüllung des primitiven Leberganges erscheint.

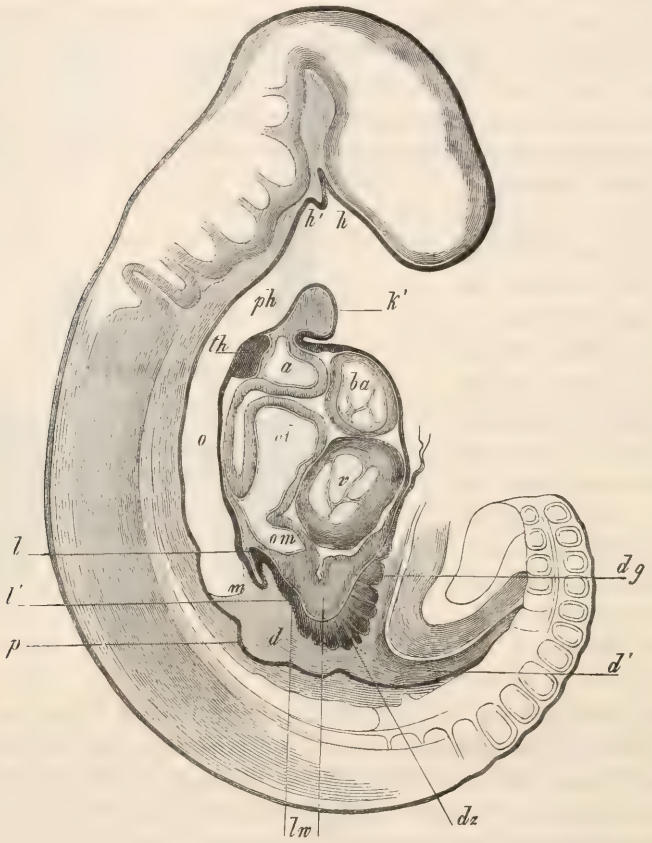


Fig. 539.

Von einem zweiten entwickelten Lebergange fand ich bei allen von mir untersuchten Embryonen dieses Alters keine Spur, dagegen tritt, wie wir finden werden, später ein solcher Gang auf und erkennt man, wenn

Fig. 539. Sagittaler Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 27,8mal. *k'* erster Kiemenbogen (Unterkiefer); *h* Hypophysistasche; *h'* Nebentasche von Seessel; *ph Pharynx; th* Anlage der Schilddrüse; *o Oesophagus* von der durch den Schnitt nicht getroffenen Lungenanlage noch nicht getrennt; *m* Magen; *l* linker Lebergang; *l'* Anlage des rechten Leberganges; *d Duodenum; p* Pancreasanlage; *dz* Zotten des Dottergangs; *dg* Dottergang; *d'* Darm, hinterer Theil; *lw* Verdickung der Darmfaserplatte in der Lebergegend oder Leberwulst; *om Vena omphalomesenterica; v* Herzkammer; *at Atrium; ba Bulbus aortae; a* Theilungsstelle desselben.

man diess weiss, jetzt schon die erste Anlage desselben in einer kleinen Ausbuchtung unterhalb des anderen Ganges bei *l'*.

Es sind nun noch einige besondere Verhältnisse zu erwähnen, die bei Hühnerembryonen in dieser Weise bis jetzt nicht gesehen worden sind. Und zwar erstens eine eigenthümliche Entwicklung der Darmfaserplatte in der Gegend der vorderen Darmpforte an der ventralen und caudalen Seite des primitiven Leberganges bei *l w*. Diese mächtige Verdickung ragt mit abgerundeten Höckern von sehr wechselnder Form und Grösse in die Höhle hinein, die das Herz enthält und stellt das Material dar, aus welchem die mesodermatische Hülle der Leber sich entwickelt, welche somit beim Säugethiere in einer bestimmten Weise vorgebildet erscheint, bevor noch das drüsige Parenchym der Leber gebildet ist, aus welchem Grunde ich die betreffende Bildung den Leberwulst heisse. Leberwulst. — Eine zweite sehr auffallende Erscheinung, die jedoch, so viel ich sehe, mit der Bildung der Leber nichts zu thun hat, sind Zotten, die am Rande der vorderen Darmpforte ihren Sitz haben und gerade an der Umbiegungsstelle einen mächtigen Wulst bilden (*d z*), der einerseits in das *Duodenum* bis zur Leberanlage, anderseits weit in den Dottergang (*d g*) sich hineinstreckt. Ob diese Zotten nur Epithelialwucherungen sind, als welche sie mir nach meinen bisherigen Untersuchungen erschienen, oder ob dieselben auch eine mesodermatische Axe enthalten, will ich vorläufig nicht entscheiden. Auf jeden Fall aber tragen dieselben ein besonderes Gepräge, indem ihre Epithelialzellen gross, rundlich eckig und fetttropfenhaltig sind und will ich bei dieser Gelegenheit bemerken, dass beim Kaninchen auch die Epithelzellen des Dotterganges und der angrenzenden Theile des Dottersackes alle fetthaltig sind. Es erinnern übrigens diese »Dottergangzotten« in der äusseren Erscheinung Dottergangzotten. in etwas an die an den grossen Venen innerhalb der Halshöhle beim Hühnchen von Remak und His (Taf. XI. III 7) gefundenen Gefässzotten, die ich auch beim Kaninchen sehr ausgeprägt finde (s. auch Lieberkühn in Marb. Sitzungsber. Nr. 1, 1876, S. 5), ohne die Möglichkeit einer Verwechselung zuzulassen, indem die letzteren rein mesodermatische Gebilde sind.

Die Grössenverhältnisse der in der Fig. 539 abgebildeten Theile sind folgende: Länge des primitiven Leberganges 0,108, Höhlung derselben 0,037 mm, Gesammtbreite 0,097, Epithel 0,030 mm; Dicke des Zottenwulstes an der Darmpforte 0,108—0,162 mm; Dicke des Leberwulstes 0,10—0,18 mm. In einem zweiten Falle fand ich folgende Zahlen: Länge des primitiven Leberganges an der Magenseite 0,17 mm, an der Herzseite 0,22 mm; Eingang in denselben schief gemessen 0,1 mm,

Weite am Anfange 43 μ, in der Spitze 27 μ; Dicke des Epithels des Ganges 27—37 μ; Dicke des Leberwulstes 0,10—0,21 mm.

Ergänzen wir nun diese Erfahrungen durch die Untersuchung von Querschnitten aus der Gegend der eben hervorsprossenden Leber. Die Fig. 540 zeigt uns von einem etwas vorgerückteren Kaninchenembryo das seitlich abgeplattete und schief nach links stehende *Duodenum* und an der ventralen Seite desselben gerade die Verbindung mit dem primitiven Lebergange getroffen, der im Querschnitte wie ein blasenförmiger Anhang des *Duodenum* sich ausnimmt. Im Uebrigen zeigt die Figur auch den Leberwulst und die Dottergangszotten und die Beziehungen der Leberanlage zu ersterem und den grossen Venen der Gegend. Von den *Venae umbilicales*, die in der seitlichen Leibeswand verlaufen, und von denen die rechte weiter ist, zeigt keine irgend welche Beziehungen zur Leberanlage oder zum Leberwulste, eben so wenig die *Venae cardinales (vertebrales posteriores)* neben der Aorta. Dagegen liegen die *Venae omphalomesentericae* rechts und links vom Lebergange und dem *Duodenum* und verlaufen in der Darmfaserwand des Darmes und z. Th. auch im Leberwulste. Indem dieser

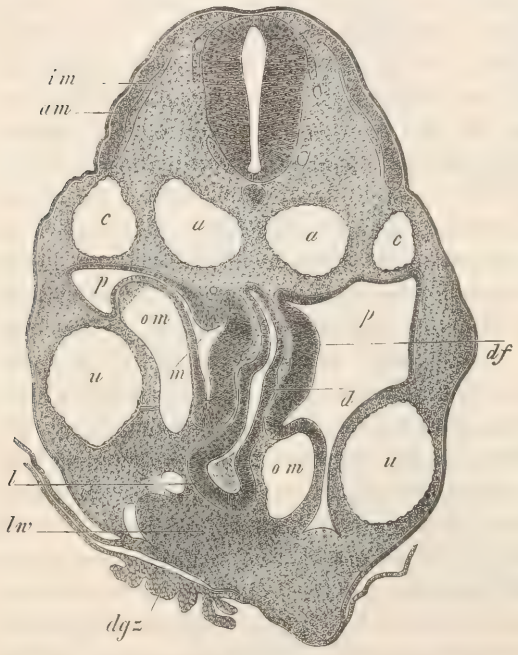


Fig. 540.

Fig. 540. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchens von 10 Tagen in der Gegend der Leber und der vorderen Darmpforte. 57mal vergr. *a* Aorta; *c Vena cardinalis; u Venae umbilicales; om Venae omphalo-mesentericae; p* Bauchhöhle; *d Duodenum; l* Leberanlage: *lw* Leberwulst; *dgz* Dottergangzotten; *am* äussere, *im* innere Muskelplatte; *df* Darmfaserplatte am *Duodenum* sehr dick und zwischen ihr und Epithel die in Bildung begriffene *Mucosa*; *m* Vorsprung der Darmfaserplatte, der vielleicht erste Milzanlage ist.

Leberwulst von der vorderen Wand der Halshöhle zur Leberanlage verläuft, theilt derselbe hier die Halshöhle in zwei Räume und stellt wie ein vorderes Lebergekröse dar, woraus hervorgeht, dass die Leber an ihrer ventralen Fläche von Anfang an mit der vorderen Leibeswand verbunden ist.

Die Maasse, die auf die Fig. 540 sich beziehen, sind folgende: Breite der Höhle der Leberanlage 0,128 mm, *Diameter antero-posterior* derselben 0,059—0,064 mm. Derselbe Durchmesser am *Duodenum* 0,37 mm; Dicke der Faserwand desselben 0,059 — 0,102; Länge des Wulstes *m* 0,128; *Aortae* 0,22 und 0,189; *Venae cardinales* 0,190 und 0,135; *Venae umbilicales* 0,248 und 0,286; *Venae omphalo-mesentericae* Breite 0,118 und 0,135.

Die weitere Entwicklung der Leber des Kaninchens ist die, dass am 11. Tage vom Anfange des ersten Ganges ein zweiter primitiver Lebergang hervorsprosst, der, fast unter rechtem Winkel zum ersten gestellt, in der Richtung auf den Herzventrikel verläuft und in den Theil des Leberwulstes eindringt, der neben dem Dottergange am caudalen Ende der Halshöhle liegt. Dieser zweite Gang liegt auch nicht in der mittleren Sagittalebene wie der andere, sondern nach rechts verlaufend in einer diagonalen Ebene und da der Anfang desselben auch die Gallenblase aus sich entwickelt, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich denselben dem rechten primitiven Lebergange des Hühnchens vergleiche und den zuerst auftretenden dem linken Gange. Gleichzeitig mit der Bildung dieses anfangs ganz kurzen Ganges erscheinen auch die ersten soliden »Lebercylinder« (Remak) an dem linken Gange, d. h. kurze solide Epithelialsprossen desselben, und zugleich bilden sich zahlreiche Gefässe in dem grösser gewordenen Leberwulste, welche ich nicht von den oben erwähnten Gefässzotten ableite wie Lieberkühn, da diese Zotten um diese Zeit noch unverändert bestehen, sondern wie alle anderen Embryologen als Sprossen der *Venae omphalo-mesentericae* auffasse. Schon am 11. Tage glaube ich auch die Gallenblase als eine ganz kleine Sprosse des rechten Gallenganges gesehen zu haben.

Am 11. Tage gestaltet sich die Leber rasch weiter um und entwickelt zwei Lappen, die zusammen bogenförmig den Darm umfassen und mit scharfen Kanten gegen die Wirbelsäule gerichtet sind. In dem grösseren rechten Lappen wird die Mitte von einer mächtigen Vene eingenommen, die unzweifelhaft die *Omphalomesenterica* ist, während der linke Lappen ein viel kleineres Gefäss enthält, das beim Kaninchen, bei dem die zwei Dottersackvenen viel länger sich erhalten, vielleicht als linke Nabelgekrösvene gedeutet werden darf. Lebercylinder sind nun

in der ganzen, wenn auch an *Parenchym* noch armen Leber vorhanden und hängen dieselben auch netzförmig zusammen.

Am 12. Tage misst die Leber im *Diameter antero-posterior* 1,71 mm. in der Breite 1,14 mm. Die Abgangsstelle der beiden primitiven Lebergänge hat sich zu einem längeren Kanale von 85 μ Breite ausgezogen, der die 0,17 mm breite, 0,22 mm lange Gallenblase abgibt und weiter netzförmig anastomosirende Lebercylinder entsendet, die 27—32, z. Th. selbst 54 μ Durchmesser zeigen. — Am 14. Tage misst der jetzt schon lange *Choledochus* 27—43 μ in der Breite und besitzt nahe am *Duodenum* eine spindelförmige Erweiterung von 75 μ Weite. Seine Verbindung mit der Gallenblase, die sammt *Cysticus* 0,44 mm misst und sein Uebergang in einen bald sich theilenden *Hepaticus* von 33 μ sind sehr deutlich, ebenso wie die Verbindung dieser Gänge mit den allem Anscheine nach soliden Lebercylindern, welche alle aus mehrfachen Zellenreihen (meist 2—4) bestehen.

Leber des Menschen in späteren Zeiten.

Ich kehre nun wieder zur menschlichen Leber zurück, um dann zuletzt die Bildungsgesetze des Organes zu erörtern. Lage, frühes Auftreten und Blutreichthum finden sich beim Menschen, wie bei Thieren und dürfen wir wohl annehmen, dass dieses Organ im Wesentlichen ebenso sich entwickelt, wie beim Kaninchen.

Schon in der vierten Woche zeigt die Leber des Menschen die Grösse, die in der Fig. 541 dargestellt ist, und was ihre Lage in dem natürlich gekrümmten Embryo betrifft, so kann dieselbe aus der Fig. 233 St. 313 entnommen werden, in der die Leber über dem Nabelstrange und unter dem Herzen durchschimmert. Während des zweiten Monates wächst nun die Leber rasch zu einem colossalen Organe heran, das am Ende dieses und im dritten Monate, aus welchem die Fig. 542 dasselbe zeigt, fast die ganze Unterleibshöhle ausfüllt und mit seinen unteren Enden die *Regiones hypogastricae* erreicht, so dass nur ein kleiner Raum hinter ihm und in dem Einschnitte zwischen seinen beiden Lappen frei bleibt, in welchem letzteren Dünndarmschlingen und um diese Zeit auch der *Processus vermicularis* mit dem *Coecum* wahrgenommen werden. Diese ungemeine Grösse ist nun auch für die ganze spätere Periode des Embryonallebens charakteristisch, immerhin ist zu bemerken, dass die Leber allerdings in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft nach und nach etwas zurückbleibt, d. h. nicht in demselben Verhältnisse wächst, wie die übrigen Theile, was namentlich vom linken Lappen gilt, der nun allmälig kleiner erscheint als der rechte. Nichts destoweniger ist die Leber noch am Ende der Schwangerschaft relativ viel grösser als beim Erwachsenen. Ihr Gewicht zu dem des Körpers verhält sich im ersteren Falle wie 1 : 18, im letzteren wie 1 : 36, und was ihre Erstreckung an-

langt, so erfüllt beim reifen Embryo immer noch der linke Lappen fast das ganze *Hypochondrium* und reicht der scharfe Rand des Organes bis in die Nabelgegend oder selbst etwas unterhalb dieselbe. — Mit der Geburt erfährt die Leber eine rasche Verminderung an Grösse und Gewicht, was daher rührt, dass nun auf einmal der Blutzufluss von Seiten der Umbilicalvene wegfällt, ein Verhalten, das zur Aufstellung der sogenannten Leberprobe, *Docimasia hepatis*, in der gerichtlichen Medicin geführt hat, deren geringe Brauchbarkeit jedoch klar werden wird, wenn man bedenkt, dass das Gewicht der Leber des reifen Fötus innerhalb ziemlich bedeutender Grenzen variirt. Die Abnahme der Leber nach der Geburt macht übrigens, im Zusammenhange mit der Zunahme des Pfortaderkreislaufes und dem nie stille stehenden Wachsthume des Organes selbst, bald wieder einer Volumenszunahme Platz, welche dann nach und nach die endliche Form der Leber erzeugt, wobei nur mit Bezug auf den linken Lappen zu bemerken ist, dass sein relatives Zurückbleiben

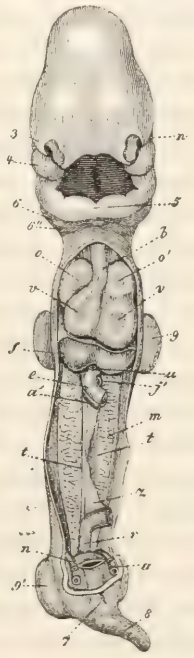


Fig. 541.

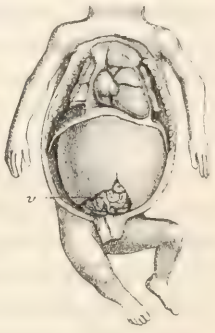


Fig. 542.

Fig. 541. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen nach Coste gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vorderen Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes. *n* Auge; 3 Nasenöffnung; 4 Oberkieferfortsatz; 5 vereinigte Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens oder primitiver Unterkiefer; 6 zweiter, 6″ dritter Kiemenbogen; *b Bulbus Aortae*; *o, o′* Herzohren; *v v* rechte und linke Kammer; *u Vena umbilicalis*; *f* Leber; *e* Darm; *a′ Arteria omphalo-mesenterica*; *j′ Vena omphalo-mesenterica*; *m* Wolff'sche Körper; *t* Blastem der Geschlechtsdrüse; *z mesenterium*; *r* Enddarm; *n Arteria*; 7 Mastdarmöffnung oder Oeffnung der Kloake; 8 Schwanz; 9 vordere, 9′ hintere Extremität.

Fig. 542. Brust- und Baucheingeweide eines zwölf Wochen alten Embryo in natürlicher Grösse. *v Coecum* mit dem *Proc. vermicularis*, dicht an der Leber und fast in der Mittellinie gelegen.

in der nachembryonalen Zeit viel entschiedener, aber bei verschiedenen Individuen sehr verschieden ausgeprägt ist als früher.

Innere Veränderungen der sich entwickelnden Leber.

Die feineren Verhältnisse anlangend, so ist die Entwicklung der Leber äusserst merkwürdig und zeigt keine andere Drüse vollkommen Gleiches. Nach Remak's Untersuchungen, welche über diesen Gegenstand zuerst Licht verbreitet haben, entsteht die zweigelappte compacte Anlage der eigentlichen Leber aus den zwei beschriebenen primitiven Lebergängen durch zwei besondere Wachsthumsphänomene, die man wohl auseinander zu halten hat. Das eine beruht auf einer Wucherung der die primitiven Lebergänge umhüllenden Faserschicht, die, wie wir wissen, die Fortsetzung der Faserlage des Darmes ist und beim Kaninchen sehr früh in der Form des oben geschilderten Leberwulstes erscheint. In Folge dieser Wucherung vereinen sich beim Hühnchen die beiden primitiven Lebergänge über dem Stamme der *Vena omphalomesenterica* und wird aus denselben, gleichzeitig mit der Bildung zahlreicher, von der genannten Vene aus sich entwickelnder Blutgefässe, ein massiges zweilappiges Organ gebildet, dessen äussere Gestalt dem Verhalten der inneren Drüsenelemente auch nicht von Ferne entspricht. Während nämlich die Faserschicht der Lebergänge in besagter Weise die äussere Form des Organes bedingt, entwickeln sich von dem Epithel der primitiven Lebergänge aus solide Sprossen in die Faserschicht hinein, die Lebercylinder von Remak, welche, nach Art der Anlage traubenförmiger Drüsen weiter wuchernd, sich verästeln und zugleich — und diess ist der Leber eigenthümlich — auch durch Anastomosen sich verbinden, in der Art, dass auch die Sprossen der beiden Lebergänge unmittelbar in Verbindung treten (siehe Remak Fig. 73, Götte Fig. 46, 51, 54). Ist dieser Vorgang zu einiger Entwicklung gediehen, so findet man dann im Innern der beiden Leberlappen ein schon ziemlich entwickeltes Netzwerk von Lebercylindern, von denen eine gewisse Zahl mit den gleichfalls leicht ästig gewordenen Epithelialschläuchen der ursprünglichen Lebergänge zusammenhängt, während das Ganze von der Faserschicht umhüllt und durchzogen wird, welche im Innern als Trägerin der reichlichen Blutgefässe dient, die alle Lücken zwischen dem Netzwerk der Cylinder erfüllen. Beim Hühnchen hat die Leber am Ende des fünften und am sechsten Tage den hier geschilderten Bau und sind um diese Zeit alle ursprünglich dagewesenen freien Enden von Lebercylindern verschwunden, mit andern Worten, in der Netzbildung derselben aufgegangen.

Von den Säugethieren und vom Menschen war bis auf meine oben mitgetheilten Erfahrungen nichts bekannt, als dass auch bei ihnen die embryonale Leber denselben Bau besitzt wie beim Hühnchen. Schon

vor längerer Zeit hatte Valentin angegeben (Entw. St. 319), dass er bei einem 11 mm langen Schweineembryo Anastomosen der Gallenkanälchen gesehen zu haben glaube. Später wurde dann von mir mitgetheilt (Mikr. Anat. II, 2. St. 246), dass die Leber eines sieben Wochen alten menschlichen Embryo schon ganz und gar aus den zierlichsten Netzen von Leberzellenbalken gebildet sei und einige Jahre später meldete Remak dasselbe von 13 mm langen Kaninchenembryonen (Unters. St. 119). Diesen Erfahrungen konnte ich dann in der ersten Auflage einen 13 mm langen menschlichen Embryo der vierten Woche anreihen, bei dem die Leber im Innern, abgesehen von den Blutgefässen, ebenfalls einzig und allein aus Netzen solider Leberzellenbalken oder Lebercylinder bestand, an denen keine freien Enden zu sehen waren. Aus meinen Beobachtungen über die erste Entwicklung der Leber von Kaninchenembryonen ergibt sich nun, dass auch bei den Säugethieren die Leberanlage wesentlich nach demselben Typus zur jungen Leber sich entwickelt, welchen Remak beim Hühnchen aufgedeckt und nach ihm Götte bestätigt hat.

Die Art und Weise wie die Netze der Lebercylinder der ganz jungen Leber zu den Drüsenelementen der fertigen Leber sich umwandeln, ist noch wenig verfolgt. Immerhin kann ich einen wichtigen Satz als vollkommen gesichert hinstellen, nämlich den, dass die Leberzellen des Erwachsenen Abkömmlinge der Zellen der primitiven Lebercylinder und somit auch derjenigen des Darmdrüsenblattes des Embryo sind. Mit dieser Erkenntniss, die wir Remak verdanken, tritt die Leber, so eigenthümlich auch sonst ihr Bau sein mag, doch auf jeden Fall in die Reihe der übrigen Darm- und Hautdrüsen ein, deren Drüsenzellen auch sammt und sonders auf die innere und äussere epitheliale Bekleidung des Embryo zurückzuführen sind. In Betreff des Näheren der Umwandlung der primitiven Netze der Lebercylinder in die späteren anastomosirenden Leberzellenbalken haben wir vor Kurzem durch eine sorgfältige Untersuchung von Toldt und Zuckerkandl über die Leber des Menschen manche Einzelnheiten erfahren. Den Beobachtungen dieser Forscher zufolge, die mit der 4. Woche des Fötallebens beginnen, besteht das Lebergewebe aus netzförmig verbundenen Schläuchen, mit anderen Worten, es enthalten die Lebercylinder von Remak enge *Lumina* und solche schlauchförmige Lebercylinder, die im Querschnitte 3—4 Zellen und mehr um ein enges Lumen herum zeigen, sollen nun während des ganzen Fötallebens sich finden und erst nach der Geburt langsam in einfache Reihen von Leberzellen sich umwandeln, so dass man selbst beim Kinde von 2 Jahren (l. i. c. Fig. 14) vielen Schläuchen begegne und sogar im 4. und 5. Jahre noch solche antreffe. Angesichts dieser Angaben wirft sich die Frage auf, ob die Lehre Remak's von dem Auftreten solider Leber-

cylinder bei der ersten Anlage der Leber wirklich richtig sei, in welcher Beziehung ich bemerke, dass ich beim Kaninchen, obschon mir die Mittheilungen von Toldt und Zuckerkandl bekannt waren, doch für das Vorkommen solider Sprossen an den beiden primitiven Lebergängen einstehen kann und auch später in den Lebercylindern keine Höhlungen als regelrechte Bildungen zu finden im Stande bin, ausser da, wo dieselben an die wirklichen Gallengänge anstossen, allwo die enge Höhlung der Enden der letzteren ganz unmerklich gegen die Cylinder sich verliert, so dass man nicht bestimmen kann, wo die letzteren beginnen und die ersteren enden. Trotz dieser Erfahrungen will ich die Darstellung der genannten Autoren über die menschliche Leber nicht in Zweifel ziehen, da es ja gedenkbar ist, dass entweder verschiedene Geschöpfe in dieser Beziehung sich verschieden verhalten oder erhärtete embryonale Lebern von Kaninchen die Lumina der Cylinder nicht zeigen. Zu erwägen ist auch, dass, wenn auch beim Kaninchen anfangs solide Lebercylinder vorhanden sind, dieselben doch einem erheblichen Theile nach von den primitiven Gallengängen aus secundär sich aushöhlen müssen, um die gesammte reiche Verästelung der *Ductus hepatici* bis zu den *Vasa bilifera interlobularia* zu erzeugen. Diesem zufolge scheint mir der Hauptaccent darauf gelegt werden zu müssen, dass das embryonale Lebergewebe, wie T. und Z. diess zuerst bestimmt hervorgehoben haben, viel breitere Lebercylinder — seien dieselben nun mit einer engen Höhlung versehen oder nicht — enthält, als das ausgebildete Organ, so dass sich die Frage erhebt, wie die eine Form in die andere sich umbildet. T. und Z. denken hierbei vor Allem an eine Dehnung der primitiven Lebercylinder, in Folge welcher die Zellen derselben nach und nach so sich richten, dass sie mehr nur einfache Reihen bilden und ist mit dieser Vermuthung sicherlich einer der Fälle bezeichnet, der bei dieser Umwandlung sich geltend macht. Ich möchte jedoch glauben, dass zwei andere Möglichkeiten, die schon in der ersten Auflage besprochen wurden, auch nicht ausser Acht zu lassen sind, nämlich einmal Spaltungen der primitiven Lebercylinder durch sie durchsetzende Sprossen von Blutgefässen, für deren Vorkommen selbst die Beobachtungen von T. und Z. von sehr dicken Cylindern beim Fötus (Fig. 11), von Gefässen, die wie mitten in solchen liegen (Figg. 12—14) und von sehr schmalen Stellen an den Cylindern (Fig. 12) sich verwerthen lassen. Eine andere Möglichkeit ist die, dass später schmale Lebercylinder als Sprossen der anderen entstehen. Da jedoch die Frage, ob die Lebercylinder auch später noch Sprossen treiben, trotzdem dass Remak solche bei älteren Kaninchenembryonen wahrgenommen haben will, noch nicht entschieden ist, so soll diese Möglichkeit vorläufig nicht weiter betont werden.

Dass die Drüsenelemente der Leber oder die Leberzellen während des Wachsthumes des Organes in einer ganz grossartigen Weise an Zahl zunehmen, ist sicher, das Wie dagegen theilweise noch zweifelhaft. Aus dem häufigen Vorkommen von zwei Kernen in den embryonalen und den polygonalen Leberzellen junger Thiere und von Kindern lässt sich schliessen, dass diese Zellen in der Wachsthumsperiode der Leber in energischer Vermehrung begriffen sind, ausserdem kommen aber in der Leber menschlicher Embryonen, wie Toldt und Zuckerkandl lehren, noch besondere Zellen, sogenannte »Rundzellen«, vor, denen vielleicht, wenigstens in der Fötalzeit, recht eigentlich die Zellenvermehrung übertragen ist, in welcher Beziehung freilich weitere Untersuchungen abzuwarten sein werden.

In Betreff der Blutgefässe der embryonalen Leber, so finde ich beim Kaninchen, dass die eben gebildete Leber gewissermassen zwei *Acini* darstellt, indem jeder Leberlappen im Innern eine grössere Vene (die Stämme der zwei *Venae omphalo-mesentericae?*) enthält, die einerseits von allen Seiten radienförmig zutretende Gefässe aufnehmen, anderseits solche auch an die Leber abgeben, so dass jeder Lappen in einem gewissen Sinne eine Vergleichung mit den späteren *Acini* zulässt. Diese primitive Form geht bald in eine andere über, in welcher die Leber eine immer grössere Anzahl solcher venöser zu- und abführender Centren erhält, die sich jedoch anfänglich nicht von einander unterscheiden, so dass Schnitte der Leber in allen Gegenden Gefässsterne ergaben, deren feinere Verästelungen alle miteinander zusammenhängen und ein Bild entsteht, wie wenn die Leber aus ebenso vielen primitiven Acinis bestände, als Gefässcentren vorhanden sind. Erst später lassen sich die zuführenden Venen (die späteren Pfortaderzweige) an dem reichlicheren umhüllenden Gewebe, wie bereits T. und Z. richtig angeben, und an den sie begleitenden Gallengängen und Arterien unterscheiden und zeigt sich dann, dass die Vertheilung der beiderlei Gefässgebiete lange Zeit hindurch sehr unregelmässig ist. Beim Menschen lassen sich deutlichere Läppchen nach T. und Z. erst im 5. und 6. Fötalmonate erkennen und bilden sich dieselben von nun an bis zur Geburt so weit aus, dass Verhältnisse entstehen, die von denen des Erwachsenen nicht mehr weit abweichen. Immerhin sind auch um diese Zeit die Bezirke lange nicht so getrennt wie später und viele noch in Umbildung begriffene Läppchen vorhanden, die man mit T. und Z. Leberinseln höherer Ordnung oder, wie ich vorschlage, primitive Leberläppchen heissen kann. Die fötale Leber hat weitere Capillaren, mehr Blut und, wie ich finde, auch relativ weitere Gefässstämme, als die Leber der späteren Zeiten. In Betreff weiterer Einzelnheiten vergleiche man die Arbeit von Toldt und Zuckerkandl.

Ueberblicken wir noch einmal das Mitgetheilte, so finden wir, dass in der Leber die inneren Gestaltungsvorgänge zwar wie in allen anderen Drüsen durch ein Ineinandergreifen von Wucherungen der gefässhaltigen Faserhülle und des epithelialen Abschnittes oder der Lebercylinder zu Stande kommen, jedoch aus dem Grunde viel verwickelter erscheinen, weil hier das Drüsenelement in Form eines Netzwerkes auftritt und während der ganzen Ausbildung des Organes so sich erhält. Wie einfach und leicht verständlich erscheint, verglichen mit der Leber, z. B. die Bildung der Lunge, in der durch immer fortgesetzte Sprossenbildung des Epithelialrohres Bläschen um Bläschen vortritt, bis endlich die letzten Drüsenbläschen fertig sind und Hand in Hand hiermit auch das Gefässsystem und die Faserhülle immer weiter wuchert. In der Leber dagegen ist ein geschlossenes Netz von Drüsenelementen und ein die Lücken derselben erfüllendes geschlossenes Netz von Blutgefässen fast von Anfang an vorhanden und müssen von diesem Zustande aus alle weiteren Verhältnisse abgeleitet werden. Dies kann nur geschehen, wenn man annimmt, dass erstens das Lebercylindernetz durch fortgesetzte Zellenbildung und Spaltung seiner Cylinder, sowie durch Sprossenbildungen sich ausdehnt und in der Zahl seiner Cylinder zunimmt und zweitens das Gefässnetz durch immer wiederholte Anastomosenbildungen sich verbreitet und reichlicher wird, bis auch die letzten Capillaren und Leberzellenbalken gebildet sind. Ob bei diesem Wachsthume besondere Gegenden der Leber vor anderen bevorzugt sind, ist noch zu untersuchen und wären hierbei vor Allem die oberflächlichen Theile des Organes noch weiter zu prüfen, da es von vornherein wahrscheinlich ist, dass in diesen die Gestaltungsvorgänge lebhafter vor sich gehen, als im Innern.

Gallengänge. Zur Vervollständigung des Bildes von der inneren Entwicklung der Leber habe ich nun noch der Gallengänge Erwähnung zu thun. Dieselben entwickeln sich ganz nach dem Typus der Ausführungsgänge der anderen Drüsen dadurch, dass von den primitiven zwei Lebergängen aus ein Theil der anfangs soliden Lebercylinder nach und nach sich aushöhlt, ein Vorgang, der zuerst zur Bildung der grossen Aeste der Lebergänge und schliesslich zu derjenigen der feinsten *Ductus interlobulares* führt. Da ursprünglich alle Lebercylinder anastomosiren, beim Erwachsenen dagegen ausser an gewissen Orten, wie in der *Porta hepatis*, wo der *Ductus hepaticus dexter et sinister* die bekannten feinen Anastomosen bilden, bei den *Vasa aberrantia* und den *Ductus interlobulares* Anastomosen der Gallengänge nicht vorkommen, so bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass später ein Theil der Lebercylinder im Bereiche der sich bildenden Gallengänge nicht weiter sich entwickelt und schliess-

lich durch Resorption verloren geht. — Dass die primitiven Gallengänge die *Ductus hepatici* sind, ist aus der bisherigen Schilderung wohl schon klar geworden und vom *Ductus choledochus* haben wir gesehen, dass derselbe durch ein secundäres Hervorwuchern der Ausgangsstelle der beiden primitiven Gänge sich entwickelt. Die Gallenblase, deren erste Entwicklung beim Kaninchen oben schon erwähnt wurde, ist beim Menschen schon im zweiten Monate vorhanden. Sie überragt beim Fötus nie den scharfen Rand der Leber und zeigt die Falten ihrer Schleimhaut schon im fünften Monate. Gallenblase.

Zum Schlusse erwähne ich nun noch, dass die Leber des Fötus offenbar ein physiologisch sehr wichtiges Organ ist, wie vor Allem die grosse Menge Blutes beweist, welche dieselbe durchfliesst. Es ist jedoch ihre Bedeutung weniger darin zu suchen, dass sie Galle secernirt, als darin, dass das Blut in ihr besondere chemische und morphologische Umwandlungen erleidet. Der letztere Punkt wird bei der Lehre vom Blute noch weiter zur Besprechung kommen und erwähne ich daher nur noch, dass die Gallensecretion zwar schon im dritten Monate auftritt, aber während der ganzen Fötalperiode nie eine grössere Intensität erreicht. Im dritten bis fünften Monate findet sich eine gallenähnliche Materie im Dünndarme, in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft trifft man dieselbe auch im Dickdarme und zuletzt auch im Mastdarme und nennt man den grünlich braunen oder braunschwarzen Darminhalt dieser Zeit, der aus Galle, Schleim, abgelösten Epithelien, Cholestearinkrystallen (Förster in Wiener med. Wochenschrift 1858, No. 32 und mehr zufällig in den Darm gerathenden Theilen der Amnionflüssigkeit besteht, *Meconium* oder Kindspech. Die Gallenblase zeigt bis zum fünften oder sechsten Monate nur etwas Schleim als Inhalt, von da an meist hellgelbe Galle. Eine den Ansprüchen der neueren Chemie genügende Analyse der Fötalgalle fehlt. Physiologische Bedeutung der Leber beim Fötus. *Meconium.*

Die dritte grössere Darmdrüse, das *Pancreas*, entwickelt sich beim Hühnchen ungefähr um dieselbe Zeit wie die Leber und stellt nach Remak's Erfahrungen eine kleine solide Wucherung der hinteren (dorsalen) Darmwand in der Höhe des primitiven linken Leberganges dar, welche sofort eine rundliche mit dem Darmrohre verbundene Höhle darbietet und aus beiden Darmlagen, dem Epithelialrohre und der Darmfaserplatte, besteht (Remak Fig. 73). Aehnlich schildert auch Götte die erste Entwicklung des Organes, nur ist nach ihm das erste eine leichte Ausbuchtung der in beiden Schichten verdickten Darmwand (l. c. Figg. 46, 54). Hierauf schreitet, indem der Hohlraum ebenfalls zunimmt, die Verdichtung vorwiegend im Epithelialrohre fort (l. c. Fig. 51). *Pancreas* des Hühnchens.

welches schliesslich solide Sprossen treibt, während die Faserwand anfänglich an diesen Vorgängen keinen Antheil nimmt (Remak Figg. 75, 76, 77 [Lacerta], Götte Fig. 47). Nach Götte entwickelt sich beim Hühnchen am 6. Tage ein Nebenpancreas etwas näher am Magen (Götte Fig. 50), welches bald grösser wird als das andere und dessen Gang schliesslich mit dem andern Gange zusammenmündet (Götte Fig. 45, 49, 53). Das Zusammenrücken der anfangs weit getrennten Ausführungsgänge der Leber und des *Pancreas* erklärt Götte unstreitig richtig durch eine ungleichmässige Entwicklung des Duodenums und wenn man bedenkt, dass am *Duodenum* des Erwachsenen diese Gänge weiter von einander abstehen als an dem kleinen fötalen Darme, so wird es leicht begreiflich, wie eine stärkere Entwicklung der linken Duodenalwand und ein Stehenbleiben der rechten Wand zusammengehalten mit der Axendrehung dieses Darmstückes, die Gänge schliesslich da zusammenbringen muss, wo sie zuletzt sich finden. In Betreff des 3. pancreatischen Ganges, der beim erwachsenen Huhne sich findet, vermuthet Götte, dass er wie der Gang des Nebenpancreas sich entwickle.

Pancreas der Säuger.

Von der Entstehung des *Pancreas* der Säuger wusste man bisher sehr wenig. Bischoff hat (Entw. S. 326) bei einem 15,8 mm langen Rindsembryo das *Pancreas* innerhalb eines von der äusseren Darmhaut ausgehenden Blastemes als einen gabelförmig getheilten Drüsenkanal gesehen und bei einem 18 mm langen Rindsembryo war der nur einmal getheilte Stamm der Drüse rund herum mit 12—14 rundlichen Anschwellungen besetzt, sodass er einer Dolde glich und auch in späteren Zeiten zeigten sich die Zweige immer sehr dicht mit Knospen besetzt und liessen sich daher bei Weitem nicht so übersehen, wie bei den Speicheldrüsen. Diesen wenigen Daten kann ich folgende Beobachtungen an Kaninchenembryonen anreihen. Das *Pancreas* tritt hier am 10. Tage auf und stellt anfangs eine einfache Ausbuchtung der dorsalen Darmwand dar, an welcher das Epithel von unverhältnissmässiger Dicke ist, wie die Fig. 539 dies in der Längsansicht, die Fig. 543 im Querschnitte darstellt. Im ersteren Falle betrug die Ausbuchtung 0,095 mm in der Tiefe, im letzteren 0,177 mm in der Breite und die Dicke des Epithels 71—100 μ. Am 11. Tage zieht sich diese einfache Ausbuchtung aus und formt anfänglich einen leicht gestielten birnförmigen hohlen Körper, an dem auch bald die ersten schwachen Andeutungen von Knospen auftreten. Ein *Pancreas* der ersten Form mass 0,27 mm in der Länge und 0,16 mm in der Breite, ein zweites mit Knospen erschien als ein 0,30 mm langer cylindrischer Schlauch, der in der Gegend der Knospen 50—76 μ Querdurchmesser hatte und sonst nicht mehr als 40—50 μ Breite besass. Am 12. Tage war das *Pancreas* ein 0,29 mm langer Schlauch von 40—

50 μ Breite, der an seinem Ende drei 54 μ breite Knospen von schwach birnförmiger Gestalt trug.

Alle diese primitiven Formen des *Pancreas* stimmten darin überein, dass das Organ keine von den benachbarten Theilen abgegrenzte Faserhaut besass, sondern gewissermassen im *Mesenterium* drin lag. Ferner war die Stellung des *Pancreas* so, dass es, sobald es gestielt erschien, mit seinem freien Ende schief kopfwärts gerichtet war, endlich, den Bau anlangend, so fand sich die Drüsenanlage ohne Ausnahme bis in die letzten Enden mit einer Höhlung versehen nach dem Typus der Lunge, nur dass die Hohlräume viel enger waren.

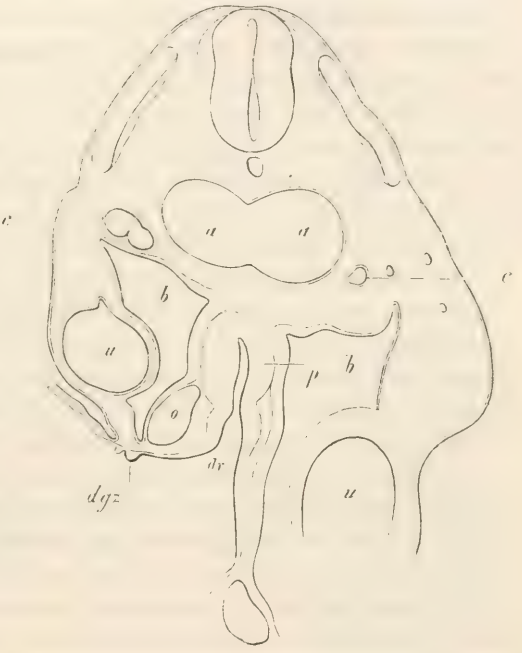


Fig. 543.

Die weitere Entwicklung des *Pancreas*, die ich beim Kaninchen bis zum 16. Tage verfolgte, ist einfach die, dass die primitiven Knospen immer neue hohle Sprossen treiben, wodurch die Drüse bald zu einem immer mehr sich verzweigenden Träubchen wird. Hierbei zerfällt zugleich das Organ wie in zwei besondere Drüsen, die vielleicht als Anlage eines oberen und unteren *Pancreas* gedeutet werden dürfen, wie sie beim Hühnchen sich finden. Am 14. Tage fand ich den 43 μ breiten *Ductus pancreaticus* mit der hinteren Wand des *Duodenum* in Verbindung. Nach einem ganz kurzen Verlaufe von nur 54 μ theilte sich der-

Fig. 543. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen, drei Schnitte weiter hinter als die Fig. 540. Vergr. 32mal. *a a* verschmolzene Aorten; *c c Venae cardinales; n n Venae umbilicales; o o Venae omphalo-mesentericae; d r* Darmrinne; *d g z* Letzter Rest der Dottergangzotten; *p* Pancreasanlage den ganzen dicken hinteren Theil des Duodenum umfassend, etwas nach links gerichtet; *b* Bauchhöhle. Die Wolff'schen Gänge sind in diesem Schnitte schon da, wurden aber nicht eingezeichnet.

selbe in zwei Gänge, von denen der eine zu einer linken, dicht am Magen gelegenen grösseren Drüse, der andere zu einem rechts an die Leber grenzenden kleineren *Pancreas* führte. Zwischen beiden *Pancreas* befand sich in derselben Lagerung, wie später die *Vena portae*, die *Vena omphalo-mesenterica sinistra*. Am 16. Tage waren diese Verhältnisse noch ausgeprägter und schien das *Pancreas* nun in der That wie zwei Mündungen zu haben, indem der Hauptgang sich sofort in zwei Aeste theilte. Die Hauptdrüse mass jetzt 1,42 in der Länge und 0,17—0,28 in der Breite. Wie früher waren alle mit cylindrischem Epithel ausgekleideten Drüsenbläschen hohl und massen 32—43 μ und was das mesodermatische, umhüllende Gewebe anlangt, so folgt dasselbe auch jetzt den Formen der Organe noch nicht, doch hat sich nun um die Gänge und Bläschen eine besondere Faserhaut differenzirt.

Dem Gesagten zufolge entwickelt sich das *Pancreas* des Kaninchens von Anfang an als eine mit Höhlungen versehene Wucherung beider Darmhäute und bleibt auch in allen seinen späteren Wandlungen so. Ich vermag mich daher der von Hause aus sehr unwahrscheinlichen Darstellung von Schenk (l. i. c.), der zufolge die Drüsenblasen des *Pancreas* selbständig im *Mesoderma* entstehen sollen, nicht anzuschliessen.

Pancreas des Menschen.

In Betreff des *Pancreas* des Menschen ist nur folgendes bekannt: Bei einem vier Wochen alten Embryo beschrieb ich schon vor Jahren im *Pancreas* einen einfachen weiten und hohlen Ausführungsgang, der an seinen Seiten und am verschmälerten Ende mit einigen (ich zählte sieben) geschlängelten Nebengängen versehen war, von denen jeder in seinem schmäleren Anfangstheile schon ein Lumen besass, dagegen am Ende in eine solide rundlich birnförmige Knospe ausging. Am Ende des zweiten Monates fand ich die Drüse in ihren Hauptabtheilungen bereits vollkommen angelegt, jedoch fällt die Bildung der hohlen Drüsenbläschen in eine bedeutend spätere Zeit, denn im dritten Monate traf ich die rundlichen Enden der Drüsengänge noch vollkommen solid, obschon ihr Durchmesser bereits 45 μ betrug.

Im dritten und vierten Monate mündet nach Meckel der *Wirsungianus* oben und links in die *Pars descendens Duodeni*, der *Choledochus* unten und rechts, im fünften Monate dagegen liegen beide Gänge neben einander.

Milz.

Die Milz bietet mit Bezug auf ihre Entwicklung nur geringes Interesse dar. Dieselbe bildet sich beim Menschen im zweiten Monate, wann. ist nicht genau bekannt, im Magengekröse dicht am Magen aus einem Blasteme, das dem mittleren Keimblatte, genauer bezeichnet, den Mittelplatten angehört und wächst, verglichen mit der Leber, nur langsam hervor, so dass sie in der ersten Hälfte des dritten Monates nur etwa

1,7 mm Länge und weniger denn 1,13 mm in der Breite misst. Anfangs nur aus kleinen Zellen bestehend entwickeln sich im dritten Monate Gefässe und Fasern in dem Organe und wird dasselbe bald sehr blutreich. Dagegen treten die Malpighi'schen Körperchen erst am Ende der Fötalperiode auf, ohne dass bis jetzt über die erste Zeit ihres Erscheinens und ihre Entwicklung, die übrigens kaum etwas Besonderes darbieten wird, Genaueres bekannt wäre.

Beim Hühnchen hängt nach Götte die erste Anlage der Milz mit derjenigen des *Pancreas* zusammen (l. c. Fig. 47, 50, 45, 53, 49) und dasselbe meldet Peremeschko von Säugethierembryonen (l. c. Fig. 1, 3, 4). Bei einem Schweineembryo von 2 cm fand er übrigens die Milz schon fast ganz vom *Pancreas* gesondert und bei solchen von 3 cm war keine Verbindung mehr zu sehen. Ich selbst habe beim Kaninchenembryo noch am 18. Tage die Milz im Magengekröse hinter dem *Pancreas* sehr unentwickelt angetroffen und so, dass sie nur als eine etwas gefässreichere Stelle des *Mesogastrium* erschien, wogegen am 20. Tage das Organ schon deutlich vom *Pancreas* geschieden war. Ob der Wulst neben dem *Duodenum* und Magen, den die Fig. 540 darstellt, die erste Anlage der Milz ist, wage ich nicht zu entscheiden. Mit Bezug auf die histologische Entwicklung der Milz verweise ich auf die Arbeit dieses Beobachters und bemerke nur, dass die ersten schwachen Spuren der Malpighi'schen Körperchen bei Rindsembryonen von 10—15 cm gefunden wurden; deutlicher waren dieselben erst bei Embryonen von 45 cm (l. c. Fig. 13).

Literatur.

Ausser den früher (S. 31 u. flgde.) citirten Werken von Barth (68), Bornhaupt (84), Borsenkow (82), Götte (106), Kölliker (129), Laskowsky (140), W. Müller (160), Peremeschko (177), Rathke (184), Schenk (218), Selenka (228), Török (245) vergleiche man:

Afanassiew, B., Ueber Bau und Entwicklung der Thymus der Säuger in Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14, S. 381. — Boll, Fr., Das Princip des Wachsthums, Berlin 1876. — Brand, E., Beitr. z. Entw. d. Magen- und Darmwand mit 1 Taf. in Würzb. Verh. Bd. XI. 1877 S. 243. — Fellner, L., Beitr. z. Lehre v. d. Entw. d. Kloake in Wiener Sitzungsber. 1875 Bd. 71. — Gerlach, J., Zur Anat. u. Entw. d. Wurmfortsatzes in Erlanger Berichten 1858. — Klein, Em., Beitr. z. Kenntn. d. Mundlippen des neugeb. Kindes in Wiener Sitzungsber. Bd. 58, 1868. — Neumann, E., Flimmerepithel im Oesophagus menschlicher Embryonen in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. S. 570. — Roth, W., Der Kehldeckel und die Stimmritze im Embryo in

Schenk's Mittheilungen II. Heft 1878 S. 145. — Schenk, S. L., Die Bauchspeicheldrüse des Embryo in Anat.-phys. Unters. 1872 S. 1. — Toldt, C. u. Zuckerkandl, E., Ueber die Form und Texturveränderungen d. menschlichen Leber während des Wachsthums in Wien. Sitzungsber. Bd. 72. 1875.

VII. Entwicklung des Gefässsystems.

§ 59.

Entwicklung des Herzens.

Wir haben in den früheren §§ schon zu wiederholten Malen Gelegenheit gehabt, die erste Entwicklung des Herzens, des Gefässsystems und des Blutes zu besprechen (S. 115, 144, 148—153, 158—172, 245, 265, 266, 293—299), so dass es nicht nöthig erscheint, noch einmal auf diesen Gegenstand zurückzukommen und nur noch erübrigt, die weitere und letzte Ausbildung der einzelnen Theile dieses Systemes zu schildern.

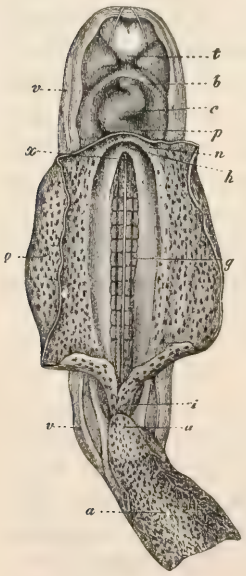


Fig. 544.

Was nun vor Allem das Herz anlangt, so nehmen wir dasselbe in dem Stadium auf, in dem es einen vor dem Vorderdarme in der Parietalhöhle des Halses oder Halshöhle gelegenen geraden Schlauch darstellt, der aus seinem vorderen Ende die zwei *Aortae* entsendet, während auf der andern Seite zwei *Venae omphalomesentericae* aus dem Fruchthofe in denselben eintreten (Fig. 45). In diesem Stadium ist das Herz beim Menschen noch nicht gesehen, wohl aber auf dem nächstfolgenden, wo es Sförmig sich zu krümmen beginnt, in welchem Coste dasselbe bei einem 15—18 Tage alten Embryo antraf (Fig. 544). Ist diese Krümmung mehr aus-

Fig. 544. Menschlicher Embryo der 3. Woche von vorn vergr. mit geöffnetem und grösstentheils entferntem Dottersacke. *a* Allantois, hier schon Nabelstrang; *u Urachus* oder Stiel derselben; *i* Hinterdarm; *v* Amnion; *o* Dottersack oder Nabelblase; *g* primitive Aorten, unter den Urwirbeln gelegen; die weisse Linie ist die Trennungslinie zwischen beiden Gefässen; *x* Ausmündung des Vorderdarms in den Dottersack; *h* Stelle, wo die *Vena umbilicalis* und die *Venae omphalo-mesentericae n* zusammentreffen, um ins Herz einzumünden; *p* Pericardialhöhle; *c* Herz; *b* Aorta; *t* Stirnfortsatz.

gebildet (Fig. 545), so erkennt man zwei Hauptbiegungen, eine der arteriellen Seite, vorn und rechts unterhalb des Ursprunges der Aorta und eine des venösen Abschnittes, hinten und links über der Einmündungsstelle der Venen. Ausserdem findet sich anfangs auch eine starke Biegung am Ursprunge der Aorta, die in den Figg. 545 und 546 sehr stark ausgeprägt ist, später aber immer mehr verschwindet. Im weiteren

Fig. 545.

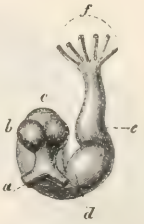


Fig. 546.

Fig. 547.

Verlaufe krümmt sich nun das Herz so zusammen, wie die Figg. 546 und 547 nach Bischoff von einem Kaninchenembryo zeigen, und zugleich entwickeln sich auch besondere Ausbuchtungen und eingeschnürte

Fig. 545. Vorderer Theil eines Hühnerembryo von 4,55 mm Länge von unten. *H* Herz; *Aa Arcus aortae*; *Hhl* Halshöhle; *Vd* vordere Darmpforte; *Uw* Urwirbel; *Abl* Augenblasen; *Vh* Vorderhirn; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte, welche Falte übrigens bis zur Mittellinie sich erstreckt.

Fig. 546. Herz eines Kaninchenembryo, vergrössert, nach Bischoff, von hinten. *a Venae omphalo-mesentericae*; *d* rechte Kammer; *e Bulbus aortae*; *f* sechs Aortenbogen; *c* Vorhof; *b Auriculae*.

Fig. 547. Das Herz der Fig. 546 von vorn, nach Bischoff. *ta Truncus arteriosus*; *ca* Ohrkanal; *l* linke Kammer; *r* rechte Kammer; *a* Vorhof; *v* Venensinus.

Stellen. Die Krümmung anlangend, so biegt sich der Herzkanal so, dass die venöse Krümmung in die Höhe steigt, von links nach rechts gegen die Aorta rückt und selbst etwas hinter dieselbe zu liegen kommt, was dann auch die Folge hat, dass die Einmündungsstelle der Venen ihre Lage hinter der arteriellen Krümmung einnimmt, so dass das Herz im Ganzen in verschiedenen Ebenen liegt, wie dies auch die Fig. 548 einigermaassen versinnlicht. Von den anderweitigen Veränderungen sind die bemerkenswerthesten das Auftreten von zwei leichten seitlichen Ausbuchtungen (Fig. 546) an der venösen Krümmung und der Zerfall der arteriellen Krümmung in der Längsrichtung in zwei besondere Abschnitte, so dass nun das ganze Herz aus folgenden Theilen besteht. Dicht über einem kurzen Venenstamme, der die beiden *Venae omphalo-mesentericae* aufnimmt, erscheinen die beiden Ausbuchtungen, welche die Gegend der späteren Vorkammern bezeichnen aber nicht die *Atrien*, sondern wesentlich nur die *Auriculae* darstellen. Durch eine leichte Einschnürung, den *Canalis auricularis* oder den Ohrkanal der älteren Embryologen, von dem Vorhofe getrennt, folgen dann die beiden Auftreibungen (Fig. 547 *l* und *r*) mit einer Zwischenfurche, die linke und rechte Kammer. Zwischen dieser und dem Aortenstamme, der gewöhnlich als Aortenzwiebel, *Bulbus aortae*, bezeichnet wird, haben die älteren Forscher auch eine verengte Stelle unter dem Namen *Fretum Halleri* beschrieben, es ist jedoch zu bemerken, dass diese Einschnürung, die in der Fig. 546 in der Ansicht

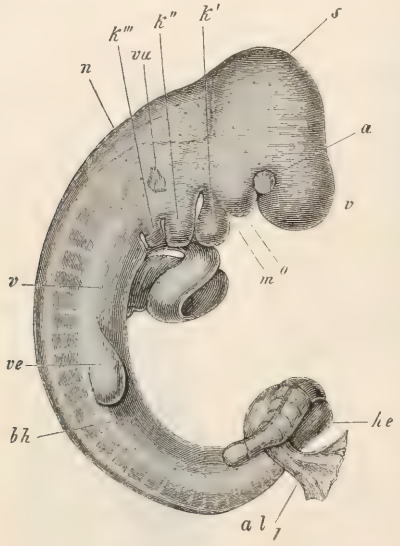


Fig. 548.

Auriculae.

Canalis auricularis.

Bulbus aortae.

Fig. 548. Kaninchenembryo von 10 Tagen nach Entfernung des Amnion, der Allantois *al* und der Keimblase, und mit blosgelegtem Herzen, 12mal vergr. *v* Vorderkopf; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k' k'' k'''* erster, zweiter, dritter Kiemenbogen; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens. Von Kiemenspalten sind 3 sichtbar. Die vierte ebenfalls vorhandene war mit der Loupe nicht zu erkennen; *v* Herzkammer, davor der *Bulbus aortae*, dahinter der Vorhof; *ve* vordere Extremität; *he* hintere Extremität; *m* Mundgegend; *va* Gehörorgan; *vp* Visceralplatte; *bh* primitive Bauchhaut; *n* Nackenhöcker, Gegend des 4. Ventrikels.

von hinten zu sehen ist, wenn beständig, doch sicherlich bei Säugethierembryonen bald vergeht. An dem zweitjüngsten bis jetzt bekannt gewordenen menschlichen Herzen eines 5‴ langen Embryo aus der dritten Woche, das bei Ecker *Icon. phys.* Taf. XXX. Fig. XVIII und XIX. abgebildet ist und fast auf derselben Stufe sich befand, wie das Kaninchenherz der Figg. 546 und 547, war von einer solchen Einschnürung nichts zu sehen, während die Furche zwischen den beiden Kammern, die ich *Sulcus interventricularis* nenne, sehr stark ausgeprägt war, und ganz sicher ist, dass ältere Embryonen von der vierten Woche an nie ein sogenanntes *Foetum Halleri* zeigen. Es möchte daher am Platze sein, diesen Namen aus den Schilderungen des embryonalen Herzens wegzulassen und dafür den sehr wichtigen und sehr früh auftretenden *Sulcus interventricularis* aufzunehmen.

Sulcus interventricularis.

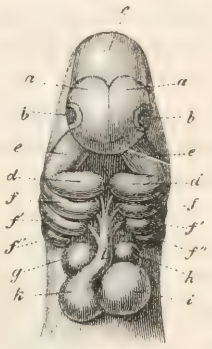


Fig. 549.

Fig. 550.

Während die Figg. 546 und 547 nur sehr wenig an die gewöhnliche Herzform erinnern, so führt das nächstfolgende Stadium, das die Figg. 549 und 550 wiedergeben, gleich in ein bekanntes Gebiet. Und doch ist das Herz auch auf dieser Stufe, wie eine genauere Betrachtung auf den ersten Blick lehrt, noch sehr eigenthümlich, indem dasselbe immer noch eine einzige Arterie aus der rechten Kammer entsendet und nur Eine Vene aufnimmt, auch im Innern ohne alle Andeutung von Scheidewänden ist, ganz abgesehen von den äusseren Formabweichungen, die ohne weitere Hinweisung deutlich sind. Die Art und Weise, wie diese Herzform aus der nächstvorigen entsteht, ist einfach die, dass das Venenende noch mehr hinter die Aorta tritt, bis dasselbe

Fig. 549. Kopf eines Hundeembryo von unten gesehen, mehr vergr. Nach Bischoff. *a* Vorderhirn; *b* Augen; *c* Mittelhirn; *d* Unterkieferfortsatz; *e* Oberkieferfortsatz der ersten Kiemenbogen; *f f' f''* zwei bis vier Kiemenbogen; *g* linkes, *h* rechtes Herzohr; *k* rechte, *i* linke Kammer; *l* Aorta oder *Truncus arteriosus* mit drei Paar *Arcus aortae.*

Fig. 550. Herz des Embryo der Fig. 549 von hinten gesehen. *a* gemeinsamer Venensinus; *b* linke, *c* rechte *Auricula*; *g* rechte, *f* linke Kammer; *e* Ohrkanal; *h* *Truncus arteriosus.* Nach Bischoff.

endlich genau hinter ihr seine Lage hat, so dass dann bei einer weiteren Vergrösserung der Herzohren dieselben rechts und links von der Aorta zum Vorschein kommen und wie die beiden Vorhöfe darstellen, während die Arterie selbst wie in eine Furche zwischen sie zu liegen kommt. Mit der Vergrösserung der Herzohren musste natürlich auch der Ohrkanal (Fig. 550 *e*) viel deutlicher hervortreten, der jedoch immer noch wie anfangs nur zwischen dem Venenabschnitte und der linken Kammer seine Lage hat. Die Kammern selbst sind, verglichen mit früher, grösser, die linke stärkere mehr rund, die rechte eher kolbig und der *Sulcus interventricularis* nicht schwächer als er im jüngeren Herzen erschien.

Bau des primitiven Herzens.

Die innere Organisation und der Bau der eben geschilderten noch einfachen embryonalen Herzen bietet, meinen Beobachtungen am Kaninchenembryo zufolge, manches Besondere dar. In erster Linie bemerke ich, dass die Muskulatur des Herzens bei diesem Thiere am 9. Tage auftritt, unmittelbar nach der Verschmelzung der beiden Herzhälften, und dass schon am 10. Tage an der in toto 0,054—0,108 mm dicken Herzwand vier Schichten sich deutlich unterscheiden und zwar von aussen nach innen 1) eine dünne Bindesubstanzlage, 2) eine Lage von Muskelzellen, 3) eine endocardiale Schicht in Gestalt einer verschieden dicken Lage gallertiger Bindesubstanz und 4) ein einschichtiges Endothel. In Bezug auf die Verbreitung der Muskeln habe ich die Beobachtung gemacht, dass am 10. und 11. Tage der ganze *Bulbus aortae*, d. h. der einfache primitive Aortenstamm bis zu seiner Theilung eine deutliche Muskelschicht besitzt, deren Faserung vorwiegend quer geht, eine Thatsache, die Angesichts des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern am *Conus arteriosus* niederer Wirbelthiere (*Selachier*, *Ganoiden* und *Chimaeren*) gewiss alle Beachtung verdient.

Beachtung verdient ferner, dass das einkammerige, einfache primitive Herz bereits gut ausgebildete, arterielle und venöse Klappen besitzt. Dieselben stellen bei Kaninchenembryonen an beiden Ostien paarige, halbkugelige Verdickungen der vorhin erwähnten endokardialen Gallertsubstanz dar, in welche die Muskulatur nicht eingeht und die am 11. Tage am *Ostium venosum* 85—90 μ in der Dicke und 0,17 mm in der Höhe massen (Fig. 551).

Weitere Entwicklung des Herzens.

Für die nun folgenden Zustände halte ich mich an das menschliche Herz. Die Fig. 552 zeigt das 2,66 mm lange Herz des in der Fig. 233 dargestellten vier Wochen alten Embryo, das sehr nahe an die Herzform der Figg. 549 und 550 sich anschliesst. Bemerkenswerth ist neben der grössern Entwicklung der Herzohren die Kleinheit der rechten Kammer, ein Verhalten, das jedoch nur kurze Zeit so ausgeprägt besteht (siehe

auch bei Schmidt l. i. c. die Abbildung eines Herzens eines Schweineembryo Fig. 6), indem ich bei einem kaum merklich grössern Herzen von 2.66 eines etwa fünf Wochen alten Embryo schon die Form antraf, die Coste (siehe Fig. 553) von einem vier Wochen alten Fötus zeichnet, welcher jedoch, wie wenigstens die Gestaltung des Gesichtes zu er-

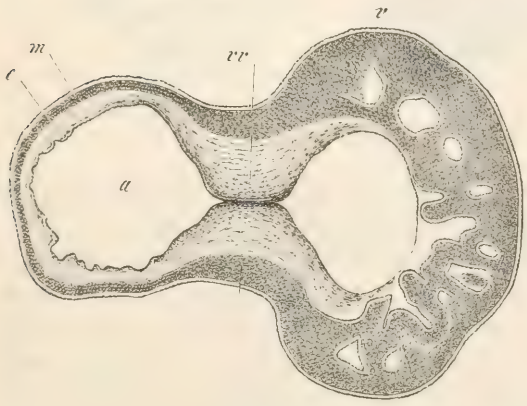


Fig. 551.

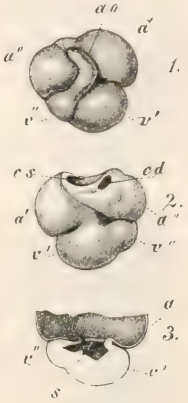


Fig. 552.

kennen gibt, älter war als der von mir in der Fig. 233 dargestellte. Mit Bezug auf die anderen Verhältnisse des Herzens der Fig. 552 ist noch Folgendes zu bemerken. Die Aorta oder der *Truncus arteriosus*, obschon wie mit einer Furche versehen, welche aber nur die durchschimmernde *Intima* ist, war noch einfach und durch die schiefe Lage ihres Anfanges, so wie durch die starke Biegung in der Gegend der Vorkammer auffallend. An dieser ist mit Hinsicht auf die nächstfolgende Zeit besonders der nahezu gleiche Umfang der beiden Herzohren, von denen das linke selbst eher etwas grösser ist, zu beachten, ausserdem verdient aber auch das Verhalten der einmündenden Venen Berücksich-

Fig. 551. Sagittalschnitt durch die Herzkammer und den Vorhof eines Kaninchenembryo von 11 Tagen. Vergr. 59mal. *v* Ventrikel; *a* Atrium; *v v Valvula venosa*; *m* Muskellage der Herzwand.

Fig. 552. Herz eines vier Wochen alten, 13,5 mm langen menschlichen Embryo, $5\frac{1}{2}$ mal vergr. I. von vorn, II. hinten, III. mit geöffneten Kammern und Vorkammer, deren obere Hälfte entfernt ist. *a'* linkes, *a''* rechtes Herzohr; *v'* linke, *v''* rechte Kammer; *a o Truncus arteriosus*; *s Septum ventriculorum* in der Anlage begriffen; *c d Cava superior dextra*; *c s Cava superior sinistra* mit der *Cava inferior*. Bei II. ist der *Canalis auricularis* sehr deutlich.

tigung. Statt Einer grossen Vene nämlich, die früher allein vorhanden war, findet sich hier das erste Stadium der Scheidung in die drei späteren Stämme und zwar ist die rechte *Cava superior* schon ganz ge-

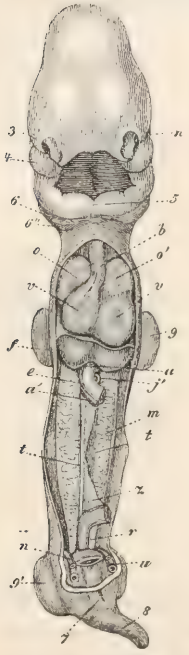


Fig. 553.

Fig. 554.

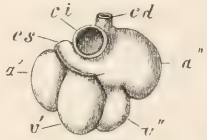


Fig. 555.

trennt, während die *Cava inferior* und die *Cava superior sinistra* noch zusammenhängen.

Die weiteren Veränderungen des menschlichen Herzens, die zwischen die vierte bis achte Woche fallen, sind folgende. Zuerst und vor Allem wird die rechte Kammer kolbenförmig und grösser und verliert die linke Kammer etwas an Rundung, ohne dass die Gesammtverhältnisse sich änderten, was zu der Form führt, die die Fig. 554 darstellt. Dann verlängern sich die beiden Kammern noch mehr und spitzen sich zu, während zugleich der Venentheil des Herzens und besonders die Herzohren zu einer ganz unverhältnissmässigen Grösse heranwachsen. Die

Fig. 553. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen nach Coste gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vorderen Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes. *n* Auge; 3 Nasenöffnung; 4 Oberkieferfortsatz; 5 vereinigte Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens oder primitiver Unterkiefer; 6 zweiter, 6'' dritter Kiemenbogen; *b Bulbus Aortae*; *o*, *o'* Herzohren; *v v* rechte und linke Kammer; *u Vena umbilicalis*; *f* Leber; *e* Darm; *a' Arteria omphalo-mesenterica*; *j' Vena omphalo-mesenterica*; *m* Wolff'sche Körper; *t* Blastem der Geschlechtsdrüse; *z mesenterium*; *r* Enddarm; *n Arteria*; 7 Mastdarmöffnung oder Oeffnung der Kloake; 8 Schwanz; 9 vordere, 9' hintere Extremität.

Fig. 554. Herz von 3,3 mm Länge eines etwa sechs Wochen alten menschlichen Embryo, 4mal vergr., nach Ecker. *t* linke, *r* rechte Kammer; *t a Truncus arteriosus*, mit einer Furche bei *a f*, die die Trennungsstelle der *Aorta* und *Pulmonalis* andeutet. Ausserdem sieht man die beiden grossen Herzohren.

Fig. 555. Herz eines acht Wochen alten menschlichen Embryo von $4^1/_3$ mm Länge, etwa 3mal vergr. von hinten. *a'* linkes, *a''* rechtes Herzohr; *v'* linke, *v''* rechte Kammer; *c d Cava superior dextra*; *c s Cava superior sinistra*; *c i Cava inferior*.

Fig. 554 zeigt nach Ecker das 3,3 mm lange Herz eines etwa sechs Wochen alten Embryo von vorn und die Fig. 555 das $4\frac{1}{3}$ mm grosse Herz eines Fötus aus der achten Woche von der hinteren Seite und überzeugt man sich an beiden Figuren leicht von der Grösse der Herzohren, von denen das rechte jetzt entschieden das grössere ist. In der Ansicht von hinten befinden sich übrigens die Herzohren einfach neben und über den Kammern, in der anderen Ansicht dagegen erkennt man, wie dieselben einen guten Theil der Kammern decken, in welcher Beziehung jedoch zu bemerken ist, dass in der Fig. 554 die *Auriculae* nicht ganz in ihrer natürlichen Lage, sondern etwas abgehoben gezeichnet sind. Venenmündungen sind jetzt ganz bestimmt drei vorhanden, von denen die der linken *Cava superior* durch ihre Lage alle Beachtung verdient, wie wir dies übrigens später beim Venensysteme noch weiter zu besprechen Gelegenheit haben werden. Alle diese Venen münden übrigens jetzt noch in einen einfachen Raum zwischen den Herzohren, den primitiven Vorhof, indem die spätere Scheidewand auch in dem Herzen der Fig. 554 nur in den ersten Spuren vorhanden ist. Wesentlich verändert hat sich dagegen das Verhalten des Vorhofes zu den Kammern, denn während derselbe früher (s. die Fig. 550) nur mit der linken Kammer in Verbindung stand, ist er im Herzen der Fig. 552 auch mit der rechten Kammer schon etwas in Communication und bei dem Herzen der Fig. 555 erkennt man schon von aussen, dass dieser Zusammenhang ein ganz inniger sein muss und in der That ergibt auch die innere Untersuchung eines solchen Herzens, dass jede Kammer nun durch eine besondere Oeffnung in den Vorhof übergeht. Von dem *Truncus arteriosus* endlich ist noch zu bemerken, dass derselbe bei dem jüngern Herzen eine Furche, als Andeutung seiner beginnenden Theilung zeigt (Fig. 552), welche Trennung bei dem älteren Herzen schon zum Abschlusse gekommen ist, so dass nun zwei Arterien, die *Aorta* und die *Pulmonalis*, jede für die betreffende Kammer vorhanden sind.

Die äusseren Umwandlungen des Herzens weiter speciell zu verfolgen lohnt sich kaum der Mühe und begnüge ich mich daher mit Folgendem. Die rechte Kammer wächst bald so heran, dass sie die linke an Grösse erreicht oder selbst etwas übertrifft, doch findet man beide Kammern gegen das Ende des Fötallebens wieder ziemlich gleich gross und zusammen einen hübschen Kegel darstellend, indem der rechte Rand des Herzens wegen der grösseren Dicke der rechten Kammer jetzt noch abgerundet ist. Die Vorhöfe und Herzohren behalten lange Zeit ihre bedeutende Grösse und sind die letzteren selbst noch beim reifen Embryo Fig. 556) verhältnissmässig grösser als später, doch sind sie allerdings in dieser Zeit nur noch ein schwacher Wiederschein von dem,

was sie früher waren. Die Grösse endlich anlangend, so ist diejenige des ganzen Herzens im Verhältniss zu den übrigen Theilen in späteren Zeiten viel geringer. Bei einem vier Wochen alten Embryo verhält sich das Herz meiner Schätzung zufolge zum Körper wie 1:12; im zweiten und dritten Monate berechnet Meckel das Verhältniss wie 1:50, und beim reifen Fötus wie 1:120. Die absolute Grösse betreffend, so fand ich in der vierten Woche die Länge $2^1/_3$ mm; in der achten Woche die Länge $4^1/_3$ mm, die Breite $5^2/_3$ mm. Im dritten Monate betrug die Länge 10—12 mm und im fünften Monate 15—17 mm.

Innere Veränderungen des Herzens.

Wir kommen nun zur Schilderung der wichtigen inneren Veränderungen des Herzens, über welche schon vor Jahren v. Baer vom Hühnchen eine vortreffliche Darstellung gegeben hat, welche nach und nach auch für die Säugethiere und den Menschen sich hat bestätigen lassen. Alle inneren Veränderungen, abgesehen von den mehr auf den Bau der Wandungen bezüglichen, zielen im Wesentlichen darauf, aus dem einfächerigen primitiven Herzen, das dem Typus des Fischherzens folgt, ein zweikammeriges Organ mit vollkommener Trennung der Blutströme des grossen und kleinen Kreislaufs zu bilden; es wird jedoch dieses Resultat nicht in der einfachen Weise erreicht, die man *a priori* sich zu construiren geneigt ist, in der nämlich, dass der primitive Herzkanal in seiner ganzen Länge in zwei zerfällt wird, vielmehr folgt die Entwicklung hier, wie in so vielen Fällen, einer ganz anderen als der Bahn, die uns die natürlichste erscheint. Während nämlich allerdings sowohl der Venentheil des primitiven Herzens, als auch die ursprüngliche Aorta durch eine longitudinale mittlere Scheidewand in zwei Hälften zerfallen, trennt sich der primitive Ventrikel durch eine Querwand in zwei Abtheilungen, und wird es so allerdings schwer begreiflich, wie der Venentheil, der erst nur mit der linken Kammer in Verbindung steht und der *Truncus arteriosus*, der anfänglich einzig und allein aus der rechten Kammer entspringt, in ihre späteren Verhältnisse gelangen. Zur besseren Orientirung gehen wir von dem in der Fig. 557 wiedergegebenen Herzen eines menschlichen Embryo aus, in dem der

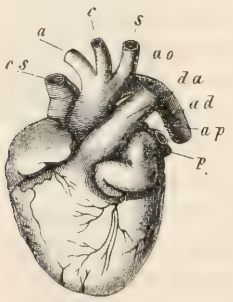


Fig. 556.

Fig. 556. Herz eines reifen Embryo etwa um die Hälfte verkleinert, von vorn und etwas von links her. *c s Cava superior; a Anonyma; c Carotis sinistra; s Subclavia sinistra; a o* Ende des *Arcus aortae; d a Ductus arteriosus Botalli; a d Aorta thoracica; a p* linke *Pulmonalis; p* linke *Venae pulmonales.*

einkammerige Zustand noch fast ungetrübt besteht und die Scheidewandbildung kaum begonnen hat und dann wird es auch zu verstehen sein, wenn man angibt, dass vor der vollen Ausbildung der Scheidewände durch besondere Wachsthumsphänomene einmal an der hinteren Seite des Herzens die rechte Kammer nach und nach auch in den Bereich des Vorhofes gezogen wird und zweitens vorn dasselbe auch bei der linken Kammer in ihrer Beziehung zur *Aorta* oder dem *Truncus arteriosus* geschieht. Mündet einmal die Vorkammer in beide Kammern und stehen diese auch beide mit dem *Truncus arteriosus* in Verbindung, so ist es dann nicht schwer zu begreifen, wie durch die endliche Vollendung der *Septa* im Innern die bekannten vier Höhlen und die bleibenden Verhältnisse der Arterien sich ausbilden.

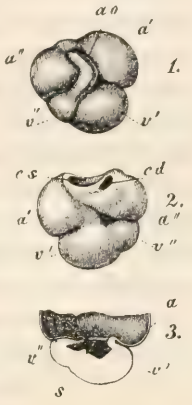


Fig. 557.

Bildung des *Septum ventriculorum*.

Nach diesen Vorbemerkungen schildere ich nun der Reihe nach die Vorgänge bei der Scheidewandbildung in den zwei Abschnitten des Herzens und im *Truncus arteriosus*, zugleich mit den übrigen Veränderungen im Innern. Die beiden Herzkammern, anfänglich eben so dünnwandig wie die venöse Abtheilung, werden bald — beim Menschen in der dritten bis vierten Woche — zu zwei Säcken mit ungemein dicker Wand und sehr enger Höhle, deren aus der Darmfaserplatte sich entwickelnden Wände ganz und gar aus einem zierlichen Schwammgewebe sich entwickelnder Muskelbalken bestehen, deren Lücken überall von Aussackungen des Endothelrohres der Kammern ausgekleidet sind. (Siehe die Abbildungen bei Schenk Nr. 212, Fig. 2 und Bernays Fig. 10.) Zugleich beginnt auch die Bildung des *Septum*, von dem Ecker einen sehr frühen Zustand von dem in der Fig. 554 dargestellten Herzen eines gekrümmt 12,3 mm messenden Embryo dargestellt hat (*Icon. phys.* Taf. XXX. Fig. XXII und XXIII). Dasselbe erschien als eine in der Gegend des *Sulcus interventricularis* vom unteren und hinteren Theile der Kammern ausgehende niedrige halbmondförmige Falte, deren Concavität nach oben, d. h. gegen die *Aorta* und den Vorhof, und zugleich

Fig. 557. Herz eines vier Wochen alten, 13,3 mm langen menschlichen Embryo, $5\frac{1}{2}$ mal vergr. I. von vorn, II. von hinten, III. mit geöffneten Kammern und Vorkammer, deren obere Hälfte entfernt ist. *a'* linkes, *a''* rechtes Herzohr; *v'* linke, *v''* rechte Kammer; *a o Truncus arteriosus; s Septum ventriculorum* in der Anlage begriffen; *c d Cava superior dextra; c s Cava superior sinistra* mit der *Cava inferior*. Bei I. ist der *Canalis auricularis* sehr deutlich.

ein wenig nach links schaute. Mithin waren die Kammern an ihren Basaltheilen noch nicht geschieden, doch hatte sich das ursprüngliche Verhältniss auch hier schon geändert, indem nun auch die rechte Kammer in etwas mit dem Vorhofe in Verbindung stand. Immerhin gehörte das *Ostium venosum*, dessen Ränder Ecker als stark in den Vorhof vortretend und, wenn geschlossen, als vierlippig schildert, vorzüglich der linken Kammer an. Nahezu in demselben Stadium, jedoch immerhin etwas weniger entwickelt, befand sich das in der Fig. 557 wiedergegebene Herz eines vier Wochen alten Embryo, dessen geöffnete Kammern und rudimentes *Septum* die Fig. 557 3 zeigt und hätte ich nur zu bemerken, dass die Kammern noch dickwandiger waren, als Ecker dieselben zeichnet, so wie dass um diese Zeit die linke Kammer die rechte noch bedeutend an Stärke übertraf.

Einmal angelegt, bildet sich die Scheidewand der Kammern rasch aus und ist dieselbe schon bei Embryonen der siebenten Woche vollständig, so dass nun die Kammern mit zwei getrennten Ostien in denVorhof ausmünden. Die Gestalt dieser primitiven venösen Mündungen, die wir durch Ecker zuerst kennen gelernt haben (l. c. Taf. XXX. Fig. XXVII) ist äusserst einfach und stellen dieselben ursprünglich nichts als einfache Spalten dar, deren Lage und Gestalt beim acht Wochen alten Embryo die Fig. 558 zeigt. Die beiden Lippen, welche jede Spalte begrenzen, sind die ersten Andeutungen der bleibenden venösen Klappen, und haben Untersuchungen derselben an Kaninchenembryonen ergeben, dass diese Anlagen anfänglich denselben Bau besitzen, wie die oben geschilderten primitiven Klappen, während Bernays (l. i. c.) das Gewebe derselben bei Rindsembryonen als viel fester schildert und dem Endothel zuzurechnen scheint. In Betreff der Art und Weise wie diese Anlagen der bleibenden Klappen in diese selbst übergehen, verdanken wir die ersten bestimmten Angaben Gegenbaur (Grundz. d. vergl. Anat. 2. Aufl. 1870 und Grundriss d. vergl. Anat. 2. Aufl. 1878, S. 609) und Bernays, mit denen ich nach meinen neuesten Beobachtungen beim Kaninchen vollständig übereinstimme. Diesem zufolge setzen sich an die Klappen anfangs weder Muskelfasern noch *Chordae tendineae* an, vielmehr stehen dieselben nur an ihrem festgewachsenen Rande mit der Muskelwand der Kammer und Vorkammer in Verbindung, zwischen welcher anfänglich keine Tren-

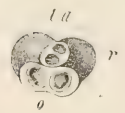


Fig. 558.

Venöse Klappen.

Fig. 558. Herz eines acht Wochen alten Embryo nach Wegnahme der Vorkammer von oben, etwa 3mal vergr. *o* die beiden venösen Ostien; *ta* die beiden Arterien; *l r* der linke und rechte Ventrikel.

nung besteht. Indem nun die Muskelwand der Kammer sich verdickt, spalten sich nach und nach an ihrer innern Oberfläche einzelne Muskelbalken ab, so dass sie einerseits mit der Klappenbasis, andrerseits mit tiefern, der Spitze näheren Theilen der Wand in Verbindung bleiben. Hierauf geht der gallertige, mit der Muskulatur nicht verbundene Theil der Klappe bis auf seine Randtheile ein, welche dann, stärker vortretend, die bleibende Klappe bilden und die mit ihnen verbundenen Muskelbalken mitnehmen, an denen dann noch aus besonderen, zwischen den Muskelfasern befindlichen Elementen, die Sehnenfäden sich entwickeln, von denen es nun auch begreiflich wird, dass sie, wie man seit Oehl weiss, oft Muskelfasern enthalten, in welcher Beziehung übrigens auch Bernays zu vergleichen ist, der solche Muskelzüge niemals isolirt in den *Chordae* sah, wie Oehl, sondern immer nur in Verbindung mit Papillarmuskeln. Auf die Uebereinstimmung der verschiedenen Zustände der Klappen der höheren Säuger mit den bleibenden Formen niederer Thiere hat Gegenbaur mit Recht aufmerksam gemacht und erlaube ich mir nur die primitiven Klappen des einfachen Herzens auch noch in die Reihe zu stellen. Beim Menschen bilden sich die venösen Klappen erst im dritten Monate bestimmter aus, in welcher Beziehung auf die speciellen Darstellungen von Bernays verwiesen wird, der auch eine Abbildung von einem $4^1/_2$ monatlichen Embryo gibt (Fig. 3). Die Kammerwandungen bleiben auch im dritten und vierten Monate noch unverhältnissmässig dick, werden dann aber im Verhältnisse zu den Herzhöhlen in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wieder dünner, wobei jedoch zu bemerken ist, dass die rechte Kammer, obschon im Anfang dünnwandiger als die linke, doch bald dieselbe Stärke erreicht, wie diese und dieses Verhältniss dann auch während des ganzen Restes der Embryonalzeit beibehält. Von der feineren Structur der Herzmuskulatur bemerke ich nur Folgendes. Der zierliche cavernöse oder schwammige Bau, der im zweiten Monate dem Herzfleische in seiner ganzen Dicke zukommt, ist kein länger andauernder Zustand, vielmehr wird im dritten und vierten Monate allmälig, von aussen nach innen fortschreitend, die Herzwand compacter, bis am Ende der schwammige Bau auf die innersten Lagen allein beschränkt ist. Dass das Herzfleisch aus spindel- und sternförmigen Muskelzellen sich aufbaut, habe ich schon vor Jahren gezeigt (Handb. der Gewebelehre, Erste Aufl. St. 607), und bilden dieselben einfach durch Aneinanderlagerung die späteren Muskelfasern des Herzens, in welcher Beziehung ich für Thatsächliches und Historisches auf meine Gewebelehre 5. Aufl. verweise. Nach meinen bisherigen Ermittelungen scheint es, dass die Bildung der genannten Muskelzellen in der Mitte der Embryonalperiode

Feinerer Bau der Kammern.

abschliesst, und dass das gesammte Wachsthum des Herzens in späterer Zeit einzig und allein auf Kosten des Wachsthums der schon vorhandenen Elemente geschieht. — Beim Kaninchen werden die Muskelzellen am 9. und die Querstreifung ihrer Fäserchen am 10. Tage deutlich und bemerke ich ausdrücklich, dass hier sehr früh feine Fäserchen in den Muskelzellen auftreten, die auch an ihren Querschnitten sich erkennen lassen.

Fig. 559.

Theilung des *Truncus arteriosus*.

Gleichzeitig mit der Ausbildung des *Septum ventriculorum* tritt auch die Theilung des *Truncus arteriosus* in *Arteria pulmonalis* und bleibende *Aorta* ein, welche, obgleich scheinbar nur die Fortsetzung des Vorganges, der bei der Trennung der Kammern statt hat, doch von demselben wohl zu unterscheiden ist. Während nämlich bei den Kammern die Herzmuskulatur selbst hervorwuchert und schliesslich zu einem vollständigen *Septum* sich umbildet, ist es bei der primitiven *Aorta* der bindegewebige Theil der Gefässwand, welche die Trennung bewirkt. Es kann daher auch die Scheidung des *Truncus arteriosus* nicht so beschrieben werden, als ob sie durch ein Hereinwachsen des Kammerseptums geschehe, wie am deutlichsten auch daraus hervorgeht, dass bei gewissen Geschöpfen die *Aorta* zu einer Zeit sich theilt, zu welcher die Kammer noch einfach ist. So bei der Natter nach Rathke (Entw. d. Natter. St. 165), bei der zur Zeit, wo der *Truncus arteriosus* in d r e i Gefässe zerfällt, die Kammer noch keine Spur eines *Septum* besitzt. Ebenso ist auch, wie Rathke mit Recht bemerkt, die Ursache der Trennung der primitiven *Aorta* in zwei Kanäle nicht mit v. Baer in gewissen Besonderheiten der Circulation, in einer besonderen Richtung der Blutströme zu suchen, vielmehr liegt dieselbe einzig und allein in besonderen Wachsthumsphänomenen der Arterienwand. — Was nun die Einzelnheiten beim Menschen anlangt, so habe ich in der vierten Woche den *Truncus arteriosus* noch vollkommen einfach mit rundem Lumen gefunden. Querschnitte desselben, mikroskopisch untersucht, zeigten schon deutlich drei Häute, eine dünne derbere *Adventitia*, eine mächtige helle *Media* und eine innere Zellenlage als *Intima*. In der fünften Woche war die Arterie ebenfalls noch einfach, doch war das Lumen jetzt schon in die Quere gezogen und spaltenförmig. In der siebenten und achten

Fig. 559. Muskelzellen aus den Herzkammern eines neun Wochen alten menschlichen Embryo. 350mal vergrössert.

Woche fand ich das Gefäss schon vollkommen doppelt und gelang es mir hier nicht, Zwischenstadien aufzufinden und die allmälige Ausbildung der Theilung zu verfolgen. Glücklicher war ich bei Rindsembryonen von 15,8—18,0 mm Länge und fand ich hier erstens Aorten mit 8förmigem Lumen, oder mit anderen Worten, mit zwei schwachen Leisten im Innern, welche von Wucherungen der *Tunica media* herrührten und zweitens solche, die innerhalb einer gemeinsamen *Adventitia* zwei *Lumina* enthielten, die zwar jedes seine besondere *Intima*, aber zusammenhängende *Tunicae mediae* besassen. Diesem zufolge kann nicht wohl bezweifelt werden, dass die Theilung des *Truncus arteriosus* wesentlich durch eine Wucherung seiner mittleren Haut zu Stande kommt, welcher erst später auch die *Adventitia* folgt, was jedoch beim Menschen sehr früh geschieht, indem schon in der achten Woche beide grossen Arterien alle ihre Häute für sich besitzen.

Semilunarklappen.

Gleichzeitig mit der Theilung bilden sich auch die Semilunarklappen, die ich an beiden Arterien schon beim sieben Wochen alten Embryo sah. Dieselben sind bei Säugethierembryonen anfänglich nichts als horizontal vortretende dicke, halbkugelförmige Wülste eines Gallertgewebes und des Endothels, welche unmittelbar mit dem Endocard der Kammern verbunden sind, durch welche das Lumen an dieser Stelle die Gestalt eines einfachen dreizackigen Sternes mit einem langen und zwei kurzen Schenkeln erhält, indem die eine Klappe anfänglich viel kleiner ist als die andere. Zu welcher Zeit die Klappen zuerst als Taschen sichtbar werden, habe ich beim Menschen nicht untersucht. Bei Kaninchenembryonen geschieht dies am 16. Tage und fand ich die *Semilunares aorticae* um diese Zeit 0,14 mm hoch und 0,085 mm dick.

Die obenerwähnte quergestreifte Muskulatur der primitiven Aorta vergeht beim Kaninchen vom 12. Tage an von der Theilungsstelle der Aorta zu gegen das Herz, doch bleibt in der Höhe der primitiven Aortenklappen noch bis zum 14. Tage Muskulatur bestehen, welche erst mit der Theilung der primitiven Aorta zu schwinden scheint.

Bildung des *Septum atriorum*.

Später als die Kammern und der *Tr. arteriosus* die beschriebenen Trennungsvorgänge zeigen, erleidet auch der Venentheil des Herzens ähnliche Veränderungen. Nach meinen Erfahrungen nämlich beginnt die Bildung des *Septum atriorum* erst nach der Vollendung des *Septum ventriculorum* in der achten Woche in Gestalt einer niedrigen halbmondförmigen Falte, die von der Mitte der vorderen Wand der Vorkammer und vom oberen Rande des *Septum ventriculorum* ausgeht. In dieselbe Zeit und vielleicht schon etwas früher fällt auch die Entwicklung zweier anderer Falten an der hinteren Wand des Vorhofes, der *Valvula Eustachii* und der *Valvula foraminis ovalis* rechts und links an der Mündung der

Valvula Eustachii. *Valvula foraminis ovalis.*

unteren Hohlvene, welche Bildungen alle im dritten Monate viel deutlicher werden und dann schon eine bessere Scheidung der Vorhöfe bedingen, die jedoch, wie bekannt, während der ganzen Fötalperiode unvollkommen bleibt, indem dieselben durch das grosse *Foramen ovale* verbunden sind. Dieses Loch ist nicht als eine einfache, von rechts nach links durchgehende Oeffnung in der Scheidewand zu betrachten, sondern mehr als ein die *Cava inferior*, die beim Embryo auch zum Theil in den linken Vorhof mündet, fortsetzender schiefer Kanal, dessen Begrenzungen die um diese Zeit sehr grosse Eustachi'sche Klappe und die Klappe des eiförmigen Loches sind, die man auch als Fortsetzungen der Wand der Vene auffassen kann. Nach der Geburt verschmilzt in der Regel die *Valvula foraminis ovalis* mit dem nach rechts von ihm gelegenen *Septum* und stellen dann beide miteinander das bleibende *Septum atriorum* dar, doch erhält sich bekanntlich der Verbindungskanal in vielen Fällen zeitlebens offen (siehe Bruch l. i. c.). — Die Wandungen der Vorhöfe sind beim Embryo lange Zeit ungemein dünn, verstärken sich dann an den Herzohren, an denen zuerst *Trabeculae* sichtbar werden und später auch an den übrigen Theilen.

Foramen ovale.

Lage des embryonalen Herzens.

Zum Schlusse nun noch einige Bemerkungen über die Lage des Herzens. Unmittelbar nach seiner Entstehung liegt das Herz entschieden im Bereiche des Kopfes, wie aus vielen früheren Figuren (s. Figg. 167—173, 228, 229) entnommen werden kann, wo dasselbe vor dem ersten Urwirbel, dem Vorläufer des ersten Halswirbels, in der Höhe der zweiten und dritten Hirnblase seine Stellung hat. Mit der grösseren Entwicklung des Kopfes und Halses rückt nun aber das Herz scheinbar immer weiter zurück, so dass es nach und nach in die Halsgegend zu liegen kommt, was durch die ferneren von Bischoff entlehnten Figuren 175, 179, 180, vortrefflich versinnlicht wird. Hier treffen wir auch noch wenigstens theilweise das Herz des vier Wochen alten menschlichen Embryo (s. Figg. 233, 234), allein bald nimmt dasselbe mit der grösseren Ausbildung der Halsgegend seine Stellung ganz und gar in der Brusthöhle ein, in der es während des ganzen zweiten Monates die volle Breite und Tiefe derselben erfüllt und mit seiner Längsaxe gerade steht (Fig. 235). Erst von der achten Woche an beginnen die Lungen, die bisher weiter gegen das Becken zu und an der Dorsalseite der Leber lagen, neben demselben sich zu erheben, um bald ihre typische Stellung einzunehmen, und während diess geschieht, stellt sich auch das Herz mit der Spitze mehr nach links, von welcher Zeit an dasselbe keine erheblichen Lageveränderungen mehr erfährt.

Hüllen des Herzens.

Eigenthümlich wie die Lage ist auch die Beschaffenheit der das Herz umgebenden Theile. So lange das Herz seine primitive Stellung

am Kopfe und Halse einnimmt, ist es in einer Spaltungslücke des mittleren Keimblattes enthalten, deren Begrenzungen in früheren §§ genau geschildert wurden. Diese Lücke hat zuerst die in den Figg. 82 und 218 dargestellte Form, nimmt aber später die an, die die Figg. 214 und 215 zeigen, und finden wir in diesem Stadium das Herz vor dem Anfangsdarme gelegen und an der Bauchseite nur von einer dünnen Haut bedeckt, welche die *Membrana reuniens inferior* von Rathke oder die primitive Hals- und Brustwand ist. Um diese Zeit geschieht es auch, dass das grosse Herz diese dünne Haut bruchsackartig vortreibt und scheinbar wie ausserhalb des Leibes seine Lage hat (s. Fig. 75). Dieser Zustand dauert so lange bis die Producte der Urwirbel, Muskeln, Nerven und Knochen, in die primitive untere Leibeswand hineinwachsen und die bleibende Brustwand bilden, mit welchem Vorgange dann erst das relativ auch kleiner gewordene Herz seine Stelle im *Thorax* einnimmt, was beim Menschen in der zweiten Hälfte des zweiten Monates geschieht.

Herzbeutel.

Ueber die Entwicklung des Herzbeutels ist bis jetzt nichts Sicheres bekannt, doch möchte soviel unzweifelhaft sein, dass derselbe nach Analogie des *Peritoneum* und der *Pleura* aus der Darmfaserplatte des Herzens *in loco* sich bildet und nichts als die äusserste Schicht der Herzanlage und die innerste Lamelle der primitiven, das Herz einschliessenden Höhle ist. Zu welcher Zeit derselbe beim Menschen zuerst sichtbar wird, ist nicht bekannt und kann ich nur soviel sagen, dass derselbe im zweiten Monate schon deutlich wird (s. Fig. 235).

Gefässzotten am Pericard.

An der Aussenfläche des Herzens und der grossen Gefässe finden sich auch bei Säugethieren zottenähnliche gefässhaltige Auswüchse, wie sie Remak zuerst beim Hühnchen beschrieben hat (Remak, S. 64, Taf. IV. Figg. 36, 37 *z*; meine Fig. 126 *z*). Beim Kaninchen finde ich diese Zotten, die auch Lieberkühn erwähnt (Marb. Ber. Januar 1876, S. 5) an den *Venae omphalo-mesentericae* dicht am Herzen und am Vorhofe selbst, ferner auch an der hinteren Seite der primitiven Aorta in geringer Entwicklung. Davon, dass die erstgenannten Zotten später die ersten Blutgefässe der Leber bilden, wie Lieberkühn angibt, konnte ich nichts finden, vielmehr habe ich dieselben auch in den ersten Zeiten nach der Bildung der Leber noch gesehen.

§ 60.

Entwicklung der Gefässe.

Entwicklung der Arterien. Aortenbogen.

Zur Entwicklung der Gefässe übergehend, beginnen wir zunächst mit den Arterien, unter denen die grossen Stämme in der Nähe des Herzens vor Allem Beachtung verdienen. Die erste Form derselben.

die gleich nach der Entstehung des Herzens und während der Dauer des Kreislaufes im Fruchthofe getroffen wird, ist die (Fig. 560, 1), dass das Herz vorn einen *Truncus arteriosus* (*ta*) entsendet, der nach kurzem Verlaufe in zwei *Arcus aortae* sich spaltet, die in der Wand der Kopfdarmhöhle bogenförmig nach der Gegend der späteren Schädelbasis und dann längs dieser convergirend nach hinten laufen, um anfänglich getrennt von einander als doppelte *Aortae descendentes* zu enden und später untereinander zur unpaaren Aorta zu verschmelzen (siehe unten). So-

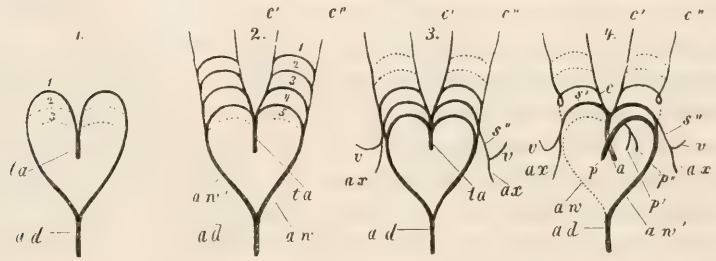


Fig. 560.

Aortenbogen.

wie die Kiemen- oder Schlundbogen hervortreten, zeigt sich, dass der Anfang der Aortenbogen in den ersten Kiemenbogen liegt (Figg. 79, 220, 561), sowie dass auch für die folgenden Kiemenbogen neue Aortenbogen hervortreten. Diese entstehen in der Richtung der punctirten Linien der Fig. 560, 1, mithin hinter dem ersten Bogen oder, wenn man lieber will, als Queranastomosen seiner beiden Schenkel und hat man beim Hühnchen leicht Gelegenheit, drei solche Bogenpaare zu sehen, wie sie die Fig. 549 nach Bischoff vom Hunde wenigstens in den Anfängen wiedergibt. Es beschränkt sich jedoch die Zahl der Bogen nicht auf drei, vielmehr treten nach den übereinstimmenden Angaben von v. Baer und

Fig. 560. Schema zur Darstellung der Entwicklung der grossen Arterien mit zu Grundelegung der von Rathke gegebenen Figuren. I. *Truncus arteriosus* mit ein Paar Aortenbogen und Andeutung der Stellen, wo das zweite und dritte Paar sich bildet. II. *Truncus arteriosus* mit vier Paar Aortenbogen und Andeutung der Stelle des fünften. III. *Truncus arteriosus* mit den drei hinteren Paaren von Aortenbogen, aus denen die bleibenden Gefässe sich entwickeln und Darstellung der obliterirten zwei vorderen Bogen. IV. Bleibende Arterien in primitiver Form und Darstellung der obliterirenden Theile der Aortenbogen. *ta Truncus arteriosus*, 1—5 erster bis fünfter Aortenbogen; *a* Aorta; *p* Pulmonalisstamm; *p' p''* Aeste zur Lunge; *aw'* bleibende Wurzel der *Aorta thoracica ad*; *aw* obliterirende Wurzel derselben; *s' s'' Subclaviae*; *v Vertebralis*; *ax Axillaris*; *c Carotis communis*; *c' Carotis externa*; *c'' Carotis interna*.

Rathke auch bei Säugethieren ebenso wie bei den Vögeln, der Reihe nach fünf Aortenbogen auf, in der Art jedoch, dass während die hintersten Bogen entstehen, die vorderen schwinden und niemals fünf, ja selbst vier nur sehr selten zu gleicher Zeit vorhanden sind, wie diess in der Fig. 560, 2 dargestellt sich findet, in der auch die Stelle des fünften Bogens durch eine punctirte Linie angegeben ist. Der vierte und fünfte Bogen entstehen als Queranastomosen zwischen dem *Truncus arteriosus* selbst und dem hinteren Theile des ursprünglichen ersten Aortenbogens und liegen der vierte im vierten Kiemenbogen und der fünfte hinter der vierten Kiemenspalte. Es entsprechen sich mithin die Kiemenbogen und Aortenbogen ganz, mit einziger Ausnahme dessen, dass bei den höheren Wirbelthieren kein fünfter Kiemenbogen sich entwickelt und ist klar, dass die Aortenbogen eine Wiederholung des ersten Entwicklungszustandes der Kiemengefässe der Fische und Batrachier sind. Da jedoch bei den höheren Thieren keine Kiemen sich ausbilden, so vergeht ein Theil der Aortenbogen wieder und findet auch der Abschnitt derselben, der sich erhält, eine ganz eigenthümliche Verwendung

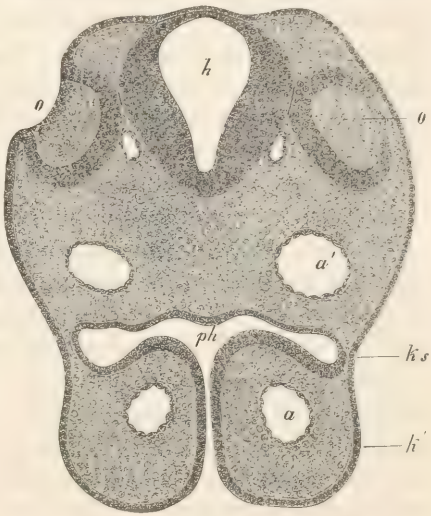


Fig. 561.

Die Umwandlung der Aortenbogen in die bleibenden Gefässe schildere ich nach Rathke's sorgfältigen Untersuchungen und versinnliche ich dieselben durch zwei Schemata Fig. 560, 3 und 4, die mit einer geringen Modification nach einem von Rathke gegebenen Schema construirt sind. Die bleibenden grossen Arterien gehen im Wesentlichen aus den

Umwandlungen der Aortenbogen.

Fig. 561. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 88mal. *o* Offenes Gehörgrübchen, von dem verdickten Hornblatte ausgekleidet; *o'* dasselbe Grübchen der anderen Seite, so getroffen, dass die Mündung nicht sichtbar ist; *h* Hinterhirn; *ph* Pharynx, durch eine Spalte zwischen den Unterkieferfortsätzen *k* des ersten Kiemenbogens nach aussen mündend; *k s* Gegend der ersten Kiemenspalte, hier durch das aneinandergrenzende Ectoderma und Entoderma geschlossen; *a Arcus aortae I*; *a' Aorta descendens* oder hinterer Theil des ersten *Arcus aortae*. — Die Chorda war an diesem Schnitte nicht deutlich und ist nicht dargestellt.

drei letzten Aortenbogen hervor, doch erhält sich auch ein Theil des ersten und zweiten Bogens in der *Carotis interna c''* und *Carotis externa c'*. Von den drei letzten Bogen wird der vorderste (der dritte der ganzen Reihe) zum Anfange der *Carotis interna*, während die *Carotis communis c* aus dem Anfange des ursprünglichen ersten *Arcus aortae* sich entwickelt. Der zweite bleibende Aortenbogen (der vierte der ganzen Reihe) setzt sich auf beiden Seiten, nach der Trennung des *Truncus arteriosus* in *Aorta* und *Art. pulmonalis*, mit der *Aorta* in Verbindung und wird links zum eigentlichen bleibenden *Arcus aortae*, rechts zum *Truncus anonymus* und zum Anfange der *Subclavia dextra s'*. Die Verbindung zwischen dem ersten und zweiten bleibenden Bogen (dem dritten und vierten ursprünglichen Bogen) vergeht. Der dritte bleibende Bogen (der fünfte der ursprünglichen Reihe) vergeht rechts vollständig, links tritt derselbe mit der *Pulmonalis* in Zusammenhang und bleibt auch während des ganzen Fötallebens mit dem bleibenden *Arcus aortae* in Verbindung, so dass das Blut der rechten Kammer in die *Aorta descendens* sich entleert. Aus diesem Bogen entwickeln sich auch die beiden Lungenäste selbst *p' p''*, die anfänglich ein kurzes gemeinschaftliches Stämmchen haben, später aber direct aus dem Bogen selbst entspringen. Die Verbindung zwischen dem zweiten und dritten Bogen links erhält sich als Fortsetzung der *Subclavia* in die *Axillaris ax* und gibt die *Vertebralis v* ab, dagegen vergeht die Fortsetzung des dritten Bogens zur ursprünglichen unpaaren *Aorta* (*aw*) so dass später die *Aorta descendens* nur mit den Gefässen der linken Seite in Verbindung steht. Die *Subclavia* der linken Seite *s''* endlich entsteht aus dem Ende des zweiten bleibenden Aortenbogens der linken Seite.

Sind einmal in der angegebenen Weise aus den ursprünglichen Aortenbogen die bleibenden Gefässe entstanden, so erreichen dieselben dann nach und nach durch besondere Wachsthumserscheinungen ihre bleibenden Verhältnisse, was wohl nicht im Einzelnen zu schildern sein wird, da die Gefässe der Fig. 560, 4 doch nicht so sehr von denen der späteren Zeiten abweichen, dass nicht die Umwandlungen derselben leicht begreiflich wären. Beim älteren und reifen Embryo haben dann die meisten grossen Arterien ihre bleibenden Verhältnisse angenommen und findet sich nur noch das Bemerkenswerthe, dass die Lungenarterie immer noch ausser den Lungenästen einen starken Verbindungszweig, den *Ductus arteriosus Botalli*, zur *Aorta* abgibt, der als eigentliche Fortsetzung der *Pulmonalis* erscheint und erst nach der Geburt obliterirt.

Entwicklung der peripheren Arterien.

Von den übrigen Arterien sind im Ganzen nur wenige auf ihre Entwicklung untersucht, doch bieten dieselben auch nicht das Interesse dar, wie die grossen Stämme am Herzen, und begnüge ich mich daher

mit Folgendem. Von der *Aorta thoracica* und *abdominalis* hat Remak zuerst gezeigt, dass dieselben beim Hühnerembryo anfänglich doppelt sind, indem die ersten Aortenbogen sich nicht vereinen, sondern als sogenannte »primitive Aorten« vor der Wirbelsäule einander parallel bis zum hinteren Leibesende fortgehen. Erst am dritten Tage verschmelzen diese primitiven Aorten in ihrem vordersten, an der Wirbelsäule gelegenen Theile, und von diesem Puncte rückt dann die Verschmelzung langsam nach hinten fort. Diese Angaben Remak's habe ich schon in der ersten Auflage dieses Werkes bestätigt und durch Abbildungen von Querschnitten versinnlicht (Figg. 143—146 dieser Auflage), und jetzt bin ich in der Lage, auch für Kaninchenembryonen, bei denen ich diese Verhältnisse Schritt für Schritt verfolgte, dasselbe behaupten zu können.

Aorta descendens.

Primitive Aorta

Hier sind die längstbekannten *Arteriae vertebrales posteriores* nichts anderes als die primitiven Aorten und stellen zahlreiche Figuren dieses Werkes dieselben als paarige Gefässe am Kopfe und Rumpfe dar (Figg. 188, 196, 197, 201, 202, 203, 204, 212—216, 220, 221). Die Verschmelzung dieser Gefässe beginnt bei Embryonen von 9 Tagen in der Gegend der Lungenanlagen und schreitet von da nach hinten fort, so dass am 16. Tage die unpaare *Aorta* gebildet ist (s. d. Figg. 540 und 543).

Diese Verhältnisse machen es dann auch begreiflich, dass die *Arteriae omphalo-mesentericae* erst Aeste der primitiven Aorten und später der unpaaren Bauchaorta sind. Für die Annahme einer Entstehung der ganzen *Aorta descendens* durch Verschmelzung zweier Stämme beim Menschen sprechen die freilich seltenen Fälle von Aorten des Menschen, die in ihrer ganzen Länge durch eine Scheidewand getheilt sind, von denen ich selbst zwei Präparate bei Allen Thomson in Glasgow sah.

Ausserdem verdienen nun noch die Gefässe des Dottersackes und der *Allantois* Erwähnung. Von den erstern habe ich schon früher angegeben, dass die anfänglich zahlreichen *Art. omphalo-mesentericae* später bis auf zwei vergehen (Fig. 564 *m*), von denen schliesslich auch nur die rechte sich erhält (Figg. 234 *a'*, 235 *a*). Von dieser entspringt dann als ein anfänglich kleines Aestchen die *Arteria mesenterica*, welche dann aber zuletzt, da die Arterie zum Dottersack nicht wächst, als die eigentliche Fortsetzung des Stammes erscheint, der hiermit zur *Mesenterica superior* wird. — Die Arterien der *Allantois* sind ursprünglich einfach die Enden der primitiven Aorten (Fig. 562). Sind diese verschmolzen und die *Aorta abdominalis* aus ihnen entstanden, so erscheinen die Arterien der *Allantois*, die jetzt zur *Placenta* gehen, oder die *Arteriae umbilicales*, einfach als die Theilungsäste der *Aorta*, in derselben Weise wie beim Erwachsenen die *Iliacae communes*, und diese geben dann schwache Aestchen

Arterien des Dottersacks.

Arteriae umbilicales.

zu den hervorsprossenden unteren Extremitäten und den Beckeneingeweiden ab. Mit der Zeit werden nun freilich diese Repräsentanten der *Arteriae iliaca externa* und *interna* stärker, da aber auch die *Arteriae umbilicales* während der ganzen Fötalperiode fortwachsen, so erscheinen auch beim reifen Embryo immer noch diese Arterien als die eigentlichen Endäste der *Aorta*, ein Verhältniss, das erst nach der Geburt mit der Obliteration der Nabelarterien und ihrer Umwandlung in die *Ligamenta vesicae lateralia* sich ändert.

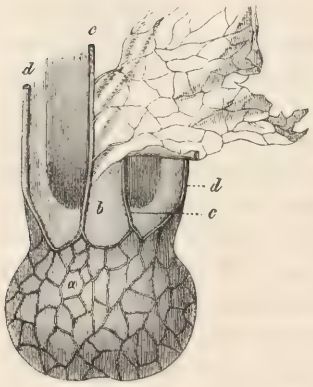


Fig. 562.

Wenn ich vorhin die *Art. umbilicales* als die Endäste der embryonalen *Aorta* bezeichnete, so ist diess noch etwas näher zu erörtern. Zur Zeit, wo die *Allantois* hervorsprosst (Fig. 562), sind die Arterien derselben in der That die letzten Aeste der noch unverschmolzenen primitiven Aorten. Später jedoch, wenn die Verschmelzung eingetreten ist, setzt sich die unpaare *Aorta* eigentlich noch jenseits der Umbilicalarterien mit einem kleinen Stämmchen, das *Aorta caudalis* heissen kann und Vorläufer der *Sacra media* ist, fort und sind die *Arteriae umbilicales* nur Seitenäste der mittleren unpaaren Arterie. Da jedoch die Nabelarterie sehr stark und die Verlängerung der *Aorta* in den Schwanz nur schwach ist, so erscheinen die ersteren auch unter diesen Verhältnissen als die eigentlichen Enden der *Aorta*, und habe ich dieselben aus diesem Grunde vorhin als solche bezeichnet.

Entwicklung des Venensystems.

Zur Entwicklung des Venensystems übergehend, betreten wir unstreitig das schwierigste Gebiet in der ganzen Lehre vom Gefässsysteme, in das zwar die ausgezeichneten Untersuchungen Rathke's (Ueber den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere, 3. Bericht über das naturh. Seminar der Univ. Königsberg 1838) viel Licht gebracht haben, das aber doch wegen der grossen Variationen, die bei verschiedenen Geschöpfen sich finden, noch manche dunkle Gegenden darbietet. Der Natur dieses Werkes entsprechend ist es mir nicht möglich, diesen Gegenstand vom vergleichend-anatomischen Ge-

Fig. 562. Hinteres Ende eines Hundeembryo mit nach hinten geschlagener Allantois *a*. Nach Bischoff. *b* Enddarm nach vorn mit dem Dottersack verbunden, der auf die linke Seite geschlagen ist; *c* primitive Aorten auf der Allantois sich verzweigend; *d Venae umbilicales*, an den Rändern der Bauchwand verlaufend.

sichtspuncte aus zu betrachten und sehe ich mich genöthigt, mich vor Allem an die Säugethiere und den Menschen zu halten, welcher letztere leider von Rathke gerade am wenigsten berücksichtigt worden ist, indem ich für die niedern Wirbelthiere vor allem auf die monographischen Arbeiten von v. Baer, Rathke, Balfour und Götte verweise.

Allgemeine Uebersicht der Entwicklung der Venen. *Venae omphalo-mesentericae.*

Die ersten Venen, die bei der Entwicklung auftreten, sind, wie schon bekannt, die zwei *Venae omphalo-mesentericae*, die nicht dem Leibe des Embryo selbst, sondern dem Fruchthofe angehören und durch ein kurzes Stämmchen in das Venenende des Herzens einmünden (s. Figg. 71, 72 und § 15). Mit der Ausbreitung der Gefässe des Fruchthofes über die ganze Keimblase und der Bildung des Dottersackes wan-

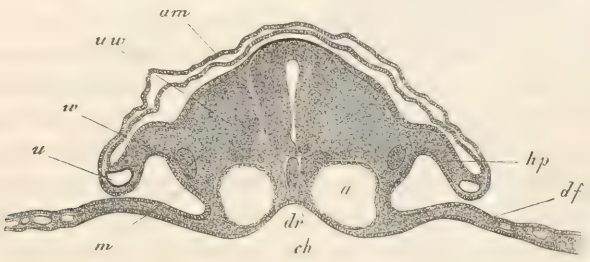


Fig. 563.

deln sich diese Gefässe in die des Dottersackes um, von dem anfänglich noch zwei Venen zum Herzen gelangen, die dann aber später, wenn der Darm vom Dottersacke sich abschnürt, auf eine einzige, scheinbar der linken Seite angehörige sich reduciren, die immer noch den Namen *Vena omphalo-mesenterica* trägt, und später auch eine kleine *Vena mesenterica* vom Darme her aufnimmt. Noch bevor dies geschehen ist, treten aber auch schon zwei neue Venengebiete auf, das der *Allantois* und die Körpervenen des Embryo selbst. Die Venen der *Allantois* sind anfänglich zwei *Venae umbilicales*, die in der Wand der noch weit offenen Bauchhöhle nach vorn verlaufen (Fig. 563 *u*) und dann, in ein Stämmchen vereint, von vorn her in den Stamm der beiden *Venae omphalo-mesentericae* sich einsenken. Noch bevor die Leber hervorsprosst, werden die Umbilicalvenen mächtiger und eignen den Stamm der *Omphalo-mesentericae* sich an, mit anderen Worten, es erscheint derselbe jetzt als

Venae umbilicales.

Fig. 563. Querschnitt durch den mittleren Rumpftheil eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 84mal. *am* Amnion; *ch* Chorda; *uw* Urwirbel; *hp* Hautplatte; *df* Darmfaserplatte; *m* Mittelplatte; *w* Wolff'scher Gang; *u Vena umbilicalis*, im Randwulste der Hautplatte gelegen. Medianwärts davon die Bauchhöhle; *a* Aorta; *dr* Darmrinne.

Fortsetzung der Nabelvenen, und die einzig übrig bleibende *Vena omphalo-mesenterica* tritt nun in das Verhältniss eines Aestchens des Nabelvenenstammes. Mit dem Hervorwachsen der Leber wird der Stamm der Nabelvenen (früher Stamm der *Omphalo-mesenterica*) von derselben umfasst und entwickeln sich nun zweierlei Systeme von Venenverästelungen in die Leber hinein. Die einen derselben, die zuführenden Leberäste (*Venae hepaticae advehentes*) der Nabelvenen, bilden sich von der Einmündungsstelle der *Vena omphalo-mesenterica* in die Leber hinein und führen derselben Blut zu, die anderen dagegen entwickeln sich weiter oben von der Leber in das Ende des Stammes der Nabelvenen und stellen die *Venae hepaticae revehentes* dar. Ist diess geschehen, so verschwindet die rechte Nabelvene, die schon früher eine geringe Entwicklung dargeboten hatte, ganz, so dass nun das Blut der *Placenta* nur durch eine linke Umbilicalvene, die aber nach und nach in die Mittellinie rückt, in die Leber und zum Herzen geführt wird. Um dieselbe Zeit wird auch die *Omphalo-mesenterica* nach und nach zu einem Aste der rechten *Vena hepatica advehens* der Nabelvene, obschon sie anfangs genau an der Ursprungsstelle der Venen der beiden Seiten, jedoch mehr rechts mit derselben zusammenmündete. Später wird der Theil dieser Vene, der vom Dottersacke kommt, relativ immer kleiner, wogegen die Darmvenen an Mächtigkeit gewinnen, und sobald dieses Verhalten bestimmter ausgebildet ist, muss dann das Ende der Vene die jetzt noch *Omphalo-mesenterica* heisst, als *Vena portae* bezeichnet werden, die somit ebenfalls in die rechte *Vena hepatica advehens* der Umbilicalvene einmündet. Der Theil der *Vena umbilicalis*, der zwischen den beiderlei Leberästen derselben sich befindet, bleibt während der ganzen Embryonalzeit bestehen und ist der *Ductus venosus Arantii*.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der Gefässe der *Allantois* oder vielleicht schon etwas früher treten auch die ersten Gefässe im Leibe des Embryo selbst auf. Die Venen sammeln sich auf jeder Seite in einen vom Kopfe herkommenden Stamm, der *Vena jugularis* (Fig. 134 *vj*), und einen vom hinteren Leibesende abstammenden, der *Vena cardinalis*, die in der Herzgegend zu einem queren Stamme, dem *Ductus Cuvieri*, sich verbinden, welche beide mit dem Ende des Stammes der *Omphalo-mesenterica*, später der *Vena umbilicalis* sich vereinigen (siehe die Fig. 134, wo die *Vena cardinalis*, der *Ductus Cuvieri* und die *Vena omphalo-mesenterica* ohne Bezeichnung dargestellt sind). Hat dieses paarige Körpervenensystem eine gewisse Zeit bestanden, so entwickelt sich, rechts von der *Aorta*, aus zwei mit den *Venae cardinales* verbundenen Wurzeln ein unpaarer Stamm, die *Cava inferior*, die über den *Venae hepaticae revehentes* mit dem Stamme der Umbilicalvene zu-

Venae jugulares und cardinales.

Ductus Cuvieri.

Cava inferior.

sammenmündet. Um diese Zeit senken sich somit alle Venen des Embryo gemeinschaftlich in einen kurzen Venensinus dicht am Herzen ein, später wird jedoch dieser Behälter in den Bereich des Vorhofes gezogen, so dass dann die *Ductus Cuvieri*, die nun obere Hohlvenen heissen, für sich und der durch Vereinigung der *Cava inferior* und *Vena umbilicalis* gebildete kurze Stamm ebenfalls als *Cava inferior* gesondert in den Vorhof übergehen. Noch später vereint sich dann auch das System der linken *Cava superior* grösstentheils mit der rechten oberen Hohlvene, wobei die Cardinalvenen zur *Azygos* und *Hemiazygos* werden, und erhält sich von ihr nichts als das Herzende als *Vena coronaria cordis magna*. — Hiermit sind in groben Umrissen die Hauptentwicklungsvorgänge des Venensystems gezeichnet und werden sich nun die Einzelnheiten leichter auffassen lassen.

Fig. 564.

Venae omphalo-mesentericae. Nabelgekrös- oder Dottersackvenen.

Was die ersten *Venae omphalo-mesentericae* betrifft, so finden sich die frühesten Zustände derselben von Säugethierembryonen nach Bischoff in den Figg. 174 und 183. Beim Menschen kennt man dieselben aus diesem Stadium noch nicht und ist die früheste Beobachtung die von Coste an dem in der Fig. 564 dargestellten fünfzehn bis achtzehn Tage alten Embryo, an dem die genannten Venen (*n*) die vorderen Seiten des Dottersackes einnehmen und an der Bauchfläche des Endes des Vorderdarmes in das Herz einmünden, woselbst sie mit dem Stamme der *Venae umbilicales* zusammenmünden, in der Weise, wie diess das Schema Fig. 565, 1. ergibt. Zwischen diesem Stadium und dem nächstfolgenden, das die Fig. 235 und 236 und das Schema Fig. 565, 2. darstellen, ist eine Lücke, die bis jetzt noch von Niemand ausgefüllt ist. Beim vier Wochen alten Embryo nämlich und noch

Fig. 564. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergr. dargestellt. *b* Aorta; *c* Herz; *d* Rand der weiten Bauchöffnung; *e* Oesophagus; *f* Kiemenbogen; *i* Hinterdarm; *m Art. omphalo-mesenterica*; *n Vena omphalo-mesenterica*; *o* Dottersack, dessen Gefässe nicht ausgezeichnet sind; *u* Stiel der Allantois (*Urachus*); *a* Allantois mit deutlichen Gefässen, als kurzer Nabelstrang, zum Chorion *ch* gehend; *v* Amnion; *ah* Amnionhöhle.

später läuft die allein noch erhaltene linke Vene des Dottersackes an der linken Seite der einfachen Darmschleife und tritt dann hinter dem Pförtner und der *Pars horizontalis superior duodeni* an die rechte Seite des Magens, um schliesslich nach vorn in den Stamm der *Venae umbilicales* an der Leber einzumünden. Dass dieses Gefäss, das hinter dem Darme durchgeht, nicht einfach die linke *Vena omphalo-mesenterica* sein kann, wie allgemein angenommen wird, ist klar, da dieselbe ja ursprünglich vor dem Darme ihre Lage hat; es ist jedoch leider für einmal nicht möglich genau zu sagen, wie dasselbe entsteht. Immerhin scheint mir ein von Coste gegebener Fingerzeig (*Hist. du dével.* Erklärung der Pl. IV*a*) den einzig richtigen Weg anzubahnen. Nach Coste nämlich ist das Ende der eben geschilderten sogenannten linken *Vena omphalo-mesenterica* der Stamm der Nabelgekrösvene der rechten Seite. Ist dem so, und meiner Meinung nach kann diess nicht wohl bezweifelt werden, so begreift sich dann die Lage dieses Stammes an der rechten Seite des Magens und hinteren Seite des *Pylorus*, letzteres im Zusammenhange mit der Drehung des Magens, leicht, dagegen wird allerdings noch weiter anzunehmen sein, dass das Ende des Stammes der linken *Omphalomesenterica* (Fig. 465, 2, *om''*) vergeht und der Rest derselben mit dem rechten Stamme sich in Verbindung setzt, welche ihrerseits am Dottersacke schwindet, was das Schema Fig. 465, 2 deutlich machen wird.

Ueber die Beziehungen der *Vena omphalo-mesenterica* zur Leber und zur *Vena umbilicalis* und ihren Leberästen hat der vortreffliche Rathke eine Schilderung gegeben, von der ich leider, wie Bischoff (Entw. St. 268), bekennen muss, dass sie mir nicht verständlich ist, und die auf keinen Fall für den Menschen passt. Aus diesem letzteren Grunde sehe ich mich auch nicht veranlasst, auf Rathke's Darstellungen der Verhältnisse bei den Thieren einzugehen und schildere ich nur die Zustände des Menschen. Hier entwickeln sich die Umbilicalvenen sicherlich vor der Bildung der Leber, wie der Embryo der Fig. 228 beweist und erscheint daher, im Zusammenhange mit dem raschen Wachsthume dieser Venen, der ursprüngliche Stamm der beiden *Venae omphalo-mesentericae*, sobald die Leber auftritt, nicht mehr als die Fortsetzung der noch erhaltenen linken *Vena omphalo-mesenterica*, sondern als die der Nabelvenen, mit anderen Worten, es hat sich, wie die Fig. 565, 2 lehrt, das Verhältniss der beiden grossen Venen zu einander in der Art geändert, dass während früher die *Vena omphalo-mesenterica* Hauptgefäss war und der Umbilicalvenenstamm in sie einmündete, nun umgekehrt die *Vena omphalo-mesenterica* zu einem Aste der Nabelvene geworden ist. In der That fand ich auch bei einem vier Wochen alten Embryo, ähnlich wie dies Coste in seiner Tab. III, *a* von einer gleich alten Frucht zeichnet,

bei einer noch sehr kleinen Leber eine starke Nabelvene, die eine viel kleinere *Vena omphalo-mesenterica* als Ast aufnahm, und ebenso verhalten sich die Sachen nach Coste's Abbildungen auch beim Schaafe (l. c. Tab. IV), bei dem die kaum zu einer Masse verwachsene Leberanlage eine mächtige Umbilicalvene enthält, gegen die die Dottersackvenen ganz zurücktreten. Gestützt auf diese Thatsachen glaube ich auch nicht zu irren, wenn ich annehme, dass das grosse Gefäss, das Bischoff bei einem Hundeembryo von fünfundzwanzig Tagen (s. Fig. 178 in diesem Werke) in der noch kleinen Leber als *Vena omphalo-mesenterica* bezeichnet, schon die Nabelvene ist. Bei so bewandten Umständen kann man beim Menschen nicht von Leberästen der *Omphalo-mesenterica*, sondern nur von solchen der *Vena umbilicalis* reden. Diese entwickeln sich nun allerdings zum Theil und vor allem von dem Puncte aus, wo die *Vena omphalo-mesenterica* einmündet (Fig. 565, 2), und bildet insonderheit der rechte Ast der *Vena hepatica advehens* der *Umbilicalis* so sich aus, dass bald die *Omphalo-mesenterica* nicht mehr in den Stamm, sondern in diesen Ast sich einsenkt. So wird dann nach und nach ein Verhältniss herbeigeführt, das während der Fötalzeit Geltung hat und das

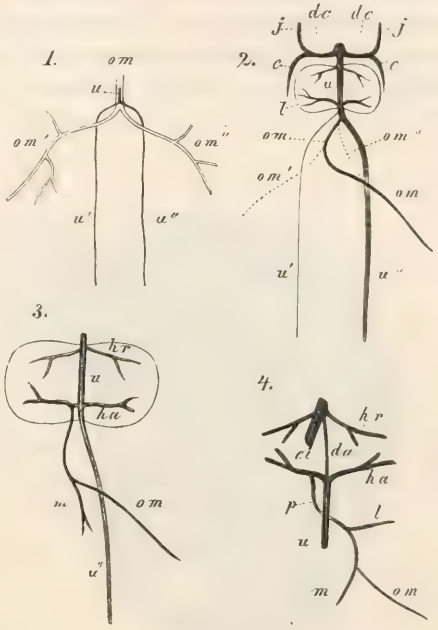


Fig. 565.

Fig. 565. Schemata zur Darstellung der Entwicklung der *Venae omphalo-mesentericae* und *umbilicales*. 1. Aus der Zeit des ersten Auftretens der *Umbilicales* und der Blüthe der *Omphalo-mesentericae*. 2. Aus der Zeit des Auftretens der ersten Leberäste und der Verkleinerung der *Omphalo-mesenterica*. 3. u. 4. Aus der Periode des vollkommen eingeleiteten Placentarkreislaufes. *om* in 1. Stamm der *Omphalo-mesenterica*, in 2. 3. bleibende *Omphalo-mesenterica*, in 4. Vene des Dottersackes allein. *om'*, *om''* rechte und linke *Vena omphalo-mesenterica*; *u* Stamm der Umbilicalvenen; *u' u''* rechte und linke *Vena umbilicalis*; *dc Ductus Cuvieri*; *j Jugularis*; *c Cardinalis*; *l* Leber; *ha Hepaticae advehentes*; *hr Hepaticae revehentes*; *m Mesenterica*; *da Ductus venosus Arantii*; *ci Cava inferior*; *p Vena portae*; *l Lienalis*; *m Mesenterica superior*.

die Schemata Fig. 565, 3 und 4 versinnlichen. Dieselben sollen ausserdem auch noch zeigen, wie aus der *Vena omphalo-mesenterica* der Stamm und die Wurzel der Pfortader sich gestalten. Schon in früherer Zeit nimmt diese Vene Wurzeln aus dem Darme auf, die wir als *Vena mesenterica* bezeichnen wollen (Fig. 565, 3). Während nun die eigentliche Vene des Dottersackes in späteren Zeiten nicht mehr wächst und schliesslich vergeht, entwickelt sich die *Vena mesenterica* immer mehr und gesellen sich auch die anderen Wurzeln der Pfortader dazu und wird so natürlich die *Omphalo-mesenterica* an der Leber Stamm der Pfortader (Fig. 565, 4), der aber während der ganzen Fötalperiode trotz seiner beständigen Zunahme doch keine überwiegende Bedeutung erlangt, indem eben die Nabelvene, die von Anfang an die mächtigere ist, in ihren Leberästen auch immer mehr an Stärke gewinnt. Erst nach der Geburt, wenn die Nabelvene obliterirt, wird die Pfortader die einzige zuführende Vene der Leber, und eignet sich dann die früheren Aeste der *Umbilicalis* an, so dass der Anfang des rechten Leberastes der Umbilicalvene nun zum Anfange des linken Astes der Pfortader sich gestaltet.

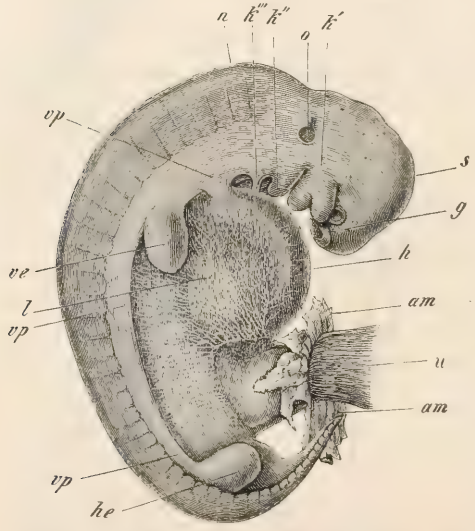


Fig. 566.

Vena umbilicalis.

Mit der eben gegebenen Schilderung ist nun auch schon Vieles besprochen, was zur Geschichte der *Vena umbilicalis* gehört und habe

Fig. 566. Embryo eines Rindes, 5mal vergr. *g* Geruchsgrübchen; *k′* erster Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatze; vor dem ersteren das Auge; *k″ k‴* zweiter und dritter Kiemenbogen. Zwischen den drei Kiemenbogen zwei Kiemenspalten sichtbar, während der Mund zwischen den zwei Fortsätzen des ersten Bogens liegt. *s* Scheitelhöcker; *n* Nackenhöcker; *o* durchschimmerndes Gehörbläschen mit einem oberen Anhange (*Recessus vestibuli*); *vp* Visceralplatten oder Bauchplatten; *ve* vordere Extremität; *he* hintere Extremität; *l* Lebergegend; *am* Reste des Amnion; *u* Nabelstrang. Die Bauchwand dieses Embryo besteht noch grösstentheils aus der ursprünglichen Bauchhaut (*Membrana reuniens inferior*), in welcher zierliche Gefässramificationen sich finden.

ich nur noch Folgendes zur Ergänzung nachzutragen. Dass die Nabelvene ursprünglich paarig vorhanden ist, wie die Arterien der *Allantois*, hat für die Säugethiere Rathke schon vor langer Zeit angegeben und später Bischoff (s. Fig. 562) und Coste diess bestätigt. Beim Menschen dagegen hat wohl Coste zuerst dieses Verhalten aufgedeckt (l. c. Tab. III, *a*, in diesem Werke Fig. 234 *aa*). Wie die *Allantois* im Zusammenhange mit der vorderen Leibeswand sich entwickelt, so sind auch die Nabelvenen ursprünglich nicht blos Venen der *Allantois*, sondern auch der vorderen Bauchwand und nehmen ursprünglich, wie ebenfalls Rathke zuerst mitgetheilt, eine grosse Menge kleiner Venen der besagten Wand auf, welche Coste von Schafembryonen in drei schönen Abbildungen wiedergegeben hat (l. c. Pl. IV. V. VI) und die meine Fig. 566 von einem Rindsembryo darstellt. Diese Zweigelchen, die nach Coste auch beim Menschen vorkommen, schwinden später — doch können selbst beim Erwachsenen noch einzelne Reste derselben vorkommen — und ebenso vergeht auch die eine und zwar die rechte Nabelvene ganz, während die andere nach und nach in die Mittellinie rückt. — In der Leber treibt der gemeinschaftliche Stamm der Nabelvenen (der frühere Stamm der *Omphalo-mesentericae*) bald die zwei schon besprochenen Systeme von zu- und abführenden Venen und spielt dann die Rolle der späteren Pfortader, mit dem Unterschiede jedoch, dass die Nabelvene niemals alles ihr Blut durch die Leber sendet, sondern immer einen Theil desselben durch ihren Stamm direct dem Herzen, mit anderen Worten, der

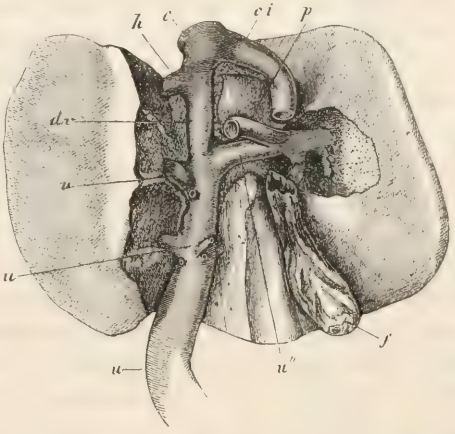


Fig. 567.

Fig. 567. Leber eines reifen Fötus, $^5/_6$ der natürlichen Grösse, von unten. Der obere Theil des Spigel'schen Lappens, die die linke Furche begrenzenden Theile und ein Theil des rechten Lappens sind entfernt. *u* Stamm der *Umbilicalis*; *u'* Hauptast derselben zum linken Lappen; *u''* Ast derselben zum rechten Lappen; *u'''* kleinere Aeste zum linken Lappen und zum *Lobus quadrangularis*; *dv Ductus venosus Arantii*; *p Vena Portae*; *ci Cava inferior* an der Leber; *c* Stamm derselben über der Leber; *h* linke Lebervene; *f* Gallenblase.

Cava inferior übermittelt. Es ist jedoch zu bemerken, dass dieser Stamm später mit der Entwicklung der Leberäste nicht vollkommen gleichen Schritt hält (Fig. 567), so dass während der grössten Zeit des Embryonallebens doch das meiste Blut der Nabelvene erst auf dem Umwege durch die Leber das Herz erreicht und der ursprüngliche Stamm eher als ein engerer Verbindungskanal zwischen ihr und der unteren Hohlvene erscheint, der nun *Ductus venosus* heisst. Dass die *Venae hepaticae revehentes* der Umbilicalvene die eigentlichen Lebervenen sind, wird bereits klar geworden sein und ebenso ist auch bekannt, dass der *Ductus venosus* nach der Geburt obliterirt und nur in einem vom linken Aste der Pfortader zur *Cava* hinziehenden Strange sich erhält.

Körpervenen. Die ersten Körpervenen, welche im Embryo entstehen, sind die *Venae jugulares* und *cardinales* von Rathke. Beim Hühnchen entstehen die *Venae cardinales* (siehe Figg. 134, 143—146 *vc*) am Anfange des dritten Tages nach den Gefässen des Fruchthofes, aber vor der *Allantois* und den *Vasa umbilicalia* und so wird es sich wohl auch beim menschlichen Embryo verhalten, obschon hierüber nichts Sicheres bekannt ist. Beim Kaninchen sah ich diese Venen am 10. Tage hinter der Bauchhöhle neben der Aorta in ganz guter Entwicklung (Fig. 543) und vermuthe, dass sie schon früher vorhanden sind. Es ist dieses erste System von Körpervenen, dessen genauere Kenntniss wir vor Allem Rathke, dann auch Coste (l. c. *Brébis* Pl. IV. V. VI) verdanken, ein sehr zierliches paariges System, dessen einzelne Theile sich folgender Maassen verhalten. Die *Venae jugulares* entspringen mit vielen Aestchen vom Kopfe besonders aus dem Gehirn und der Schädelhöhle, die sie durch ein Paar Löcher (*Foramina temporalia*) in der Schläfengegend verlassen, laufen dicht hinter den Kiemenspalten und vor der Gegend des Gehörbläschens nach hinten bis in die Höhle des Herzens, wo sie nach innen sich biegen und mit den Stämmen der *Venae cardinales* die *Ductus Cuvieri* bilden, die rechts und links von der Speiseröhre gegen das Herz verlaufen und mit einem kurzen Stämmchen, gemeinschaftlich mit der *Vena omphalo-mesenterica* in die noch einfache Vorkammer sich einsenken. Die *Venae cardinales* entspringen doppelt am hinteren Leibesende, laufen hinter den Wolff'schen Körpern die *Aorta* zwischen sich nehmend nach vorn, um dann wie schon erwähnt, mit den *Jugulares* sich zu vereinen.

Venae jugulares. Die genaueren Verhältnisse und die weiteren Entwicklungen dieser zwei Venengebiete sind nun folgende. Die *Venae jugulares* anlangend, so liegen ihre ersten Zweige in der Schädelhöhle und fliessen jederseits in einem Gefässe zusammen, das als Anfang des Stammes angesehen werden kann und später als *Sinus transversus* erscheint. Dieses

Gefäss verlässt jedoch die Schädelhöhle nicht durch ein *Foramen jugulare*, sondern durch eine besondere, vor der Ohrgegend gelegene Oeffnung, welche, wie Luschka gezeigt hat, auch am ausgebildeten knöchernen Schädel noch erhalten sein kann und dann am Schläfenbeine über dem Kiefergelenke liegt. Später verschliesst sich diese Oeffnung und wird das Blut der Schädelhöhle durch eine nahe am *Ductus Cuvieri* aus dem untersten Ende der primitiven *Jugularis* hervorgesprosste *Jugularis interna* abgeführt, so dass dann die erstere als *Jugularis externa* erscheint. In den Bereich desselben Venengebietes gehören auch 1) die *Venae vertebrales anteriores* von Rathke, die in die *Ductus Cuvieri* sich entleeren und zu den bleibenden *Venae vertebrales* sich gestalten, und 2) die *Venae subclaviae*, die in das Ende der *Jugulares* sich ergiessen.

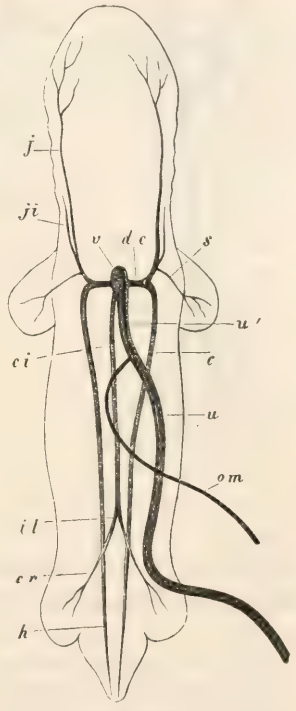


Fig. 568.

Die *Venae cardinales* (Fig. 568 *c*) sind wohl in erster Linie die Venen der Urnieren, deren ganzem Verlaufe sie folgen und von denen sie viele Zweigelchen aufnehmen. Ausserdem nehmen sie aber auch von der Rückenwand des Rumpfes viele Aestchen auf, die den späteren Intercostal- und Lumbalvenen entsprechen. Mit der Bildung der hinteren Extremitäten entstehen an ihren Stämmen auch die *Venae crurales*. Die weiteren Umwandlungen der Cardinalvenen sind bei den Säugethieren und beim Menschen noch nicht hinreichend verfolgt, es scheinen jedoch nach Rathke's Untersuchungen die mittleren Theile der Cardinalvenen später ganz zu vergehen. Die Venen der hinteren Extremitäten und die Schwanzvenen, die ursprünglich die Enden der Cardinalvenen sind, schliessen sich dann an die mittlerweile entstandenen *Venae iliacae*

Fig. 568. Schema der grossen Venen aus der Zeit des ersten Auftretens des Placentarkreislaufes und der Körpervenen, beim Menschen etwa aus der vierten Woche. *v* gemeinschaftlicher Venensinus; *dc Ductus Cuvieri*; *j* primitive *Jugularis*; *ji Jugularis interna*; *s Subclavia*; *c Cardinalis*; *h* Ende derselben, spätere *Hypogastrica*; *cr Cruralis*; *ci Cava inferior*; *il Iliaca communis*; *om Omphalo-mesenterica*; *u Umbilicalis*; *u'* Stamm derselben an der Leber, dessen Leberäste nicht dargestellt sind.

Vena vertebralis posterior.

an (Fig. 569, 2). Die Lendenvenen ferner vereinen sich theils mit der *Vena cava*, theils mit einem neu entstehenden Stamme, der *Vena vertebralis posterior* von Rathke, der auch die hinteren Intercostalvenen aufnimmt und durch das sich erhaltende obere Ende der Cardinalvenen in den *Ductus Cuvieri* übergeht. So entsteht dann ein Verhalten der Gefässe, wie dasselbe in dem Schema Fig. 569, 1 dargestellt ist.

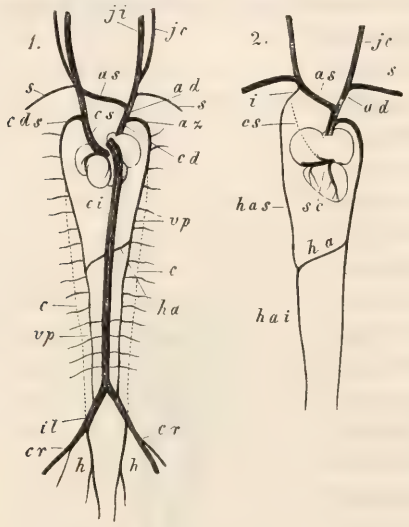


Fig. 569.

Behufs der Schilderung der letzten Umwandlungen der *Venae cardinales* haben wir nun vor allem unsern Blick wieder auf die grossen Stämme am Herzen zu richten. Wie schon angegeben, münden die *Ductus Cuvieri*, die Abzugskanäle der Jugular- und Cardinalvenen, anfänglich mit der *Vena omphalo-mesenterica*, deren Stelle später von der *Umbilicalis* und endlich der *Cava inferior* eingenommen wird, gemeinschaftlich in den Vorhof des Herzens. Später wird dann der kurze gemeinschaftliche Venensinus in den Bereich der Vorkammer gezogen und

Fig. 569. Schema zur Darstellung der Bildung der Venensysteme der *Cava superior* und *inferior*. 1. Ansicht des Herzens und der Venen aus der Zeit des Bestehens zweier oberer Hohlvenen von hinten. *cs Cava superior sinistra*, die mit ihrem Ende Herzvenen aufnimmt; *cds* Stamm der *Cardinalis sinistra*; *cd Cava superior dextra*; *ad Anonyma dextra* (ursprünglich Anfang der rechten *Jugularis*); *as Anonyma sinistra* (Verbindungsast zwischen beiden ursprünglichen *Jugulares*); *az Azygos* (ursprünglich Stamm der *Cardinalis dextra*); *ji Jugularis interna*; *je Jugularis externa*; *s Subclavia*; *c* obliterirter mittlerer Theil der Cardinalvenen; *vp* statt dessen neu aufgetretene *Vertebralis posterior*, die nun die Lendenvenen und Intercostalvenen zum Theil aufnimmt; *ha* Stamm der *Hemiazygos* (Verbindungsast zwischen beiden *Vertebrales*); *ci Cava inferior*; *il Iliaca communis* (ursprünglich Verbindungsast der *Cava* mit der *Cardinalis*); *cr Cruralis*; *h Hypogastrica* (ursprüngliches Ende der *Cardinalis*).

2. Ansicht des Herzens und der bleibenden Venenstämme mit Andeutung des Schwindens der *Cava superior sinistra* von hinten; *az Azygos*; *ad Anonyma dextra*; *as Anonyma sinistra*; *jc Jugularis communis*; *s Subclavia*; *cs* obliterirte *Cava superior sinistra*; *i Intercostalis suprema*; *has Hemiazygos superior*; *hai Hemiazygos inferior*; *ha* Stamm der *Hemiazygos*; *sc Sinus coronarius* die grossen Herzvenen aufnehmend (Ende der früheren *Cava superior sinistra*).

dann findet man am Herzen drei grosse Venenmündungen, die beiden *Ductus Cuvieri*, die nun auch obere Hohlvenen heissen und die *Cava inferior*. Beim Menschen erhalten sich diese zwei oberen Hohlvenen viel länger als man bis jetzt gewusst hat und habe ich schon früher ein Herz eines acht Wochen alten Embryo geschildert (Fig. 553), an welchem dieselben beide gleich stark waren (s. auch Fig. 569, 1). Hierbei nimmt jedoch die linke Vene eine andere Stellung an als die rechte und mündet ganz unten und nach links in die Vorkammer ein, nachdem sie vorher auch die Herzvenen aufgenommen hat. Diese obere linke Hohlvene nun vergeht, wie ich mit J. Marshall (*On the development of the great anterior veins* in *Phil. Trans.* 1859, I) finde, im dritten und vierten Monate und bildet sich das bleibende Verhältniss der Venen des Systemes der *Cava superior* in folgender Weise. Erstens entsteht eine Verbindung der linken *Jugularis* mit der rechten durch einen kurzen queren Stamm (Fig. 569, *as*), der nach Marshall bei Schaafembryonen von $^1/_2''$ noch fehlt, dagegen bei solchen von $^3/_4''$ in der ersten Entwicklung getroffen wird. Beim Menschen ist die Bildung dieses Gefässes noch nicht verfolgt und weiss man nur soviel, dass dasselbe am Ende des zweiten Monates vorhanden ist. Zweitens löst sich der linke *Ductus Cuvieri* oder die linke *Cava superior* fast ganz auf, wie J. Marshall gezeigt hat, mit einziger Ausnahme des Endstückes, welches zum sogenannten *Sinus coronarius* wird, in den die *Vena coronaria cordis magna* und die hinteren Herzvenen sich ergiessen. Drittens endlich verbindet sich die linke hintere Vertebralvene hinter der *Aorta* mit der entsprechenden Vene der rechten Seite und wird so zur *Vena hemiazygos*. Die rechte *Vena vertebralis* mit dem Ende der früheren *Cardinalis* ist nun *Azygos* geworden, der *Ductus Cuvieri dexter* obere Hohlvene, das Ende der rechten *Jugularis Anonyma dextra*, der neue Verbindungszweig mit der *Jugularis sinistra Anonyma sinistra*, wie dieses Alles die Fig. 569 versinnlicht. Das obere Ende der *Vertebralis posterior dextra* mit dem Reste der *Cardinalis dextra* erhält sich in sehr verschiedener Form als Stämmchen der oberen Intercostalvenen oder *Hemiazygos superior* und *Intercostalis suprema*. Einen dieser Fälle, wo die *Hemiazygos superior* eine Anastomose der *Hemiazygos inferior* und *Anonyma* darstellt, ist in dem Schema Fig. 569, 2 zu Grunde gelegt. — Fasst man alles Bemerkte zusammen, so ergibt sich, dass dem exquisit asymmetrischen Systeme der *Vena cava superior* des Erwachsenen ein ganz paariges Venengebiet zu Grunde liegt, und will ich bei dieser Gelegenheit noch darauf aufmerksam machen, dass bei manchen Säugethieren zeitlebens zwei obere Hohlvenen sich erhalten, sowie dass auch beim Menschen in seltenen Fällen eine *Cava superior sinistra* ge-

Cavae superiores.

Sinus coronarius.

Hemiazygos.

Azygos.

Anonymae.

funden wird, in welch' letzterer Beziehung besonders die citirte Arbeit von Marshall und die Arbeit von Krause jun. in Henle's Anatomie zu vergleichen ist.

Cava inferior. Es erübrigt endlich noch die Bildung der unteren Hohlvene zu besprechen, welche von all den geschilderten primitiven Venenstämmen zuletzt entsteht. Wenn die Cardinalvenen die Venen der Wolff'schen Körper sind, so kann man die *Cava inferior* die Vene der Nebennieren, Nieren und inneren Geschlechtsorgane heissen. Ihre Bildung fällt beim Menschen zwischen die vierte und fünfte Woche und erscheint dieselbe als ein kürzerer Stamm zwischen den Wolff'schen Körpern und hinter der Leber, der vorn mit dem Stamme der Umbilicalvene zusammenmündet und hinten jederseits durch einen hinter den Wolff'schen Körpern gelegenen Ast mit den Cardinalvenen sich verbindet, da wo dieselben von aussen die kleine Extremitätenvene aufnehmen (Fig. 569). Ueber die erste Entstehung der Hohlvene gibt Rathke an, dass dieselbe gleichsam von der Leber aus rückwärts auswachse. Zuerst entstehe der Stamm, dann ein Paar Aeste, die am inneren Rande der Wolff'schen Körper rückwärts verlaufen und Aestchen von diesen und der Niere empfangen. Darauf bilde sich der Stamm über diese Aeste hinaus nach hinten fort und gehe dann die erwähnte Anastomose mit den Cardinalvenen ein, während zugleich ein neuer Seitenast von den Wolff'schen Körpern und den Geschlechtsorganen her sich bilde. Mit dem Schwinden der Wolff'schen Körper und des mittleren Theiles der Cardinalvenen erscheinen dann das Ende dieser (als *Vena hypogastrica*) und die Schenkelvene als Aeste der *Cava*, deren zwei Schenkel zu den *Venae iliacae communes* sich gestalten. Zugleich wird das vordere Ende der *Cava* immer weiter und bald zum Hauptgefäss, in das dann das Ende der Nabelvene oder der *Ductus venosus* als Ast einmündet, wobei jedoch zu bemerken ist, dass selbst noch am Ende des Fötallebens die *Cava inferior* eigentlich kaum stärker ist als der *Ductus venosus* (Fig. 567), so dass man den kurzen Stamm der *Cava* über der Leber auch jetzt noch mit Recht als Ende der *Umbilicalis* bezeichnen könnte, insofern wenigstens als die Lebervenen zum Bereiche der *Umbilicalis* gehören.

Nach Beschreibung der Entwicklung der Blutgefässe erscheint es nun zweckmässig noch mit einigen Worten des Kreislaufes im Fötus zu gedenken. Die Embryologie unterscheidet gewöhnlich zwei Formen oder Stadien des Kreislaufes im Fötus, einmal den ersten Kreislauf oder den des Fruchthofes und Dottersackes und dann den zweiten Kreislauf, der auch der Placentarkreislauf heisst, es ist jedoch hinreichend klar, dass zwischen diesen beiden Endgestaltungen eine Menge Uebergänge sich finden. Es würde uns zu weit führen und auch

ziemlich nutzlos sein, wollten wir diese Zwischenstufen jetzt, nachdem wir dieselben alle ausführlich anatomisch abgehandelt, auch noch vom physiologischen Standpuncte aus betrachten und begnüge ich mich daher, da der erste Kreislauf schon geschildert ist (s. § 15 und S. 264), mit einer kurzen Darstellung des Placentarkreislaufes, wie er vom Anfange des dritten Monates an bis zum Ende des Fötallebens gefunden wird. Das eigenthümliche dieses Kreislaufes, verglichen mit dem Kreislaufe der nachembryonalen Zeit, liegt darin, dass bei demselben ein zweiter Kreislauf, analog dem Lungen- oder kleinen Kreislaufe, fehlt, und dass somit alle vier Abtheilungen des Herzens für den Körperkreislauf nutzbar gemacht werden. Um dieses bei der stattfindenden gleichmässigen Ausbildung aller Abschnitte des Herzens zu ermöglichen, mussten Einrichtungen geschaffen werden, um erstens auch dem linken Herzen, dem von den Lungen her eine kaum nennenswerthe Blutmenge zukommt, eine gehörige Zufuhr zu verschaffen, und zweitens das Blut des rechten Herzens in die Körpergefässe abzuleiten. Zur Verwirklichung dieser Bedingungen finden wir nun beim Fötus 1) eine Oeffnung in der Scheidewand der Vorkammern, das *Foramen ovale*, und eine solche Klappeneinrichtung an der *Cava inferior*, dass dieselbe ihr Blut fast alles in den linken Vorhof überführt, und 2) eine Verbindung der *Arteria pulmonalis* mit der *Aorta descendens* durch den sogenannten *Ductus Botalli*, welcher den Abfluss des Blutes der rechten Kammer mit Ausnahme des wenigen, was zu den Lungen geht, in die Körperarterien und zwar der hinteren Rumpftheile gestattet (Fig. 570). Aus diesem Verhalten der Arterie des rechten Herzens ergiebt sich nun auch, dass die Leistungen desselben für die Gesammtcirculation eben so gross sind, wie die der linken Kammer, und erklärt sich so die gleiche Muskelstärke beider Kammern beim Fötus.

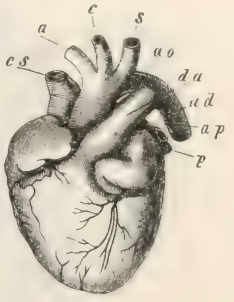


Fig. 570.

Fernere Eigenthümlichkeiten der fötalen Circulation liegen nun in dem Umstande, dass der Embryo im Mutterkuchen ein ausserhalb seines Leibes befindliches Organ besitzt, das, man mag nun die Function der *Placenta* ansehen wie man will, auf jeden Fall die Rolle eines Ernäh-

Fig. 570. Herz eines reifen Embryo etwa um die Hälfte verkleinert, von vorn und etwas von links her. *c s Cava superior; a Anonyma; c Carotis sinistra; s Subclavia sinistra; a o* Ende des *Arcus aortae; d a Ductus arteriosus Botalli; a d Aorta thoracica; a p* linke *Pulmonalis; p* linke *Venae pulmonales.*

rungsorganes im weiteren Sinne spielt. Soll der Fötus wachsen und gedeihen, so ist eine ununterbrochene freie Verbindung mit der *Placenta*, eine beständige Wechselwirkung des fötalen und mütterlichen Blutes in derselben nöthig. Diese Beziehungen nun werden unterhalten durch die zwei mächtigen *Arteriae umbilicales*, die das Fötalblut in die *Placenta* hineinsenden und durch die *Vena umbilicalis*, die von derselben wieder in den Embryo geht. Interessant, jedoch leider noch nicht nach allen Seiten physiologisch aufgeklärt, ist nun das Verhalten dieser Vene zur Leber, indem dieselbe ihr meistes Blut in die Leber abgibt und so gewissermaassen eine fötale Pfortader darstellt, während nur ein geringerer Theil desselben durch den *Ductus venosus* direct ins Herz abfliesst. Man vermuthet mit Recht, dass diese Einrichtung das Zustandekommen besonderer chemischer Vorgänge im Lebergewebe und im Blute der Nabelvene selbst ermöglicht und vielleicht auch für die Blutzellenbildung von Bedeutung ist, doch fehlen annoch sichere Thatsachen, um diese Vermuthungen in bestimmtere Worte kleiden zu können.

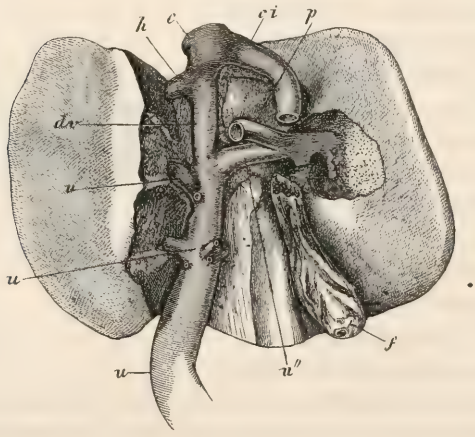


Fig. 571.

Da der Fötus kein eigentliches Athmungsorgan besitzt, und auch die Functionen seiner Organe lange nicht dieselben sind wie beim Erwachsenen, so mangelt demselben auch jene Verschiedenheit des Blutes in verschiedenen Bezirken, die wir mit den Namen arteriell und venös bezeichnen. Nichts desto weniger würde man sehr irren, wenn man das Blut des Fötus als überall gleich beschaffen ansehen wollte. Die hier vorkommenden Extreme sind einerseits das Blut der Nabelvene, das als

Fig. 567. Leber eines reifen Fötus, $^5/_6$ der natürlichen Grösse, von unten. Der obere Theil des Spigel'schen Lappens, die die linke Furche begrenzenden Theile und ein Theil des rechten Lappens sind entfernt. *u* Stamm der *Umbilicalis; u'* Hauptast derselben zum linken Lappen; *u''* Ast derselben zum rechten Lappen; *u'''* kleinere Aeste zum linken Lappen und zum *Lobus quadrangularis; d v Ductus venosus Arantii; p Vena Portae; c i Cava inferior* an der Leber; *c* Stamm derselben über der Leber; *h* linke Lebervene; *f* Gallenblase.

das zur Unterhaltung des Wachsthumes tauglichste anzusehen ist und andererseits das Blut der Körpervenen, von welchem das entgegengesetzte zu sagen ist, und können wir diese beiden Blutarten, ohne jedoch auf diese Bezeichnung ein zu grosses Gewicht zu legen, immerhin als Arterien- und Venenblut des Embryo bezeichnen. Verfolgen wir nun, wie bei der geschilderten Einrichtung des Herzens und der grossen Arterien die Vertheilung der beiden Blutarten sich macht, so finden wir, dass mit einziger Ausnahme der Leber kein Theil des Körpers reines Arterien- oder Umbilicalvenenblut erhält. Denn das Blut der Nabelvene kommt nur gemengt mit dem Venenblute der unteren Hohlvene und der Pfortader ins Herz. Aber auch das so gemischte Blut kommt nicht allen Theilen des Körpers ganz gleichmässig zu Statten, vielmehr finden wir, dass dasselbe, weil es fast ganz in die linke Vorkammer übergeht, vorzugsweise durch die grossen Aeste der *Aorta* dem Kopfe und den oberen Extremitäten zu gute kommt. Der Rumpf und die unteren Extremitäten erhalten durch die *Art. pulmonalis* einmal das rein venöse Blut der oberen Hohlvene, und dann von gemischtem Blute erstens das wenige, was von der unteren Hohlvene nicht in die linke Kammer übergeht und zweitens das, was durch das Ende des Bogens der *Aorta* vom Blute des linken Herzens für die *Aorta descendens* übrig bleibt. Somit ist die obere Körperhälfte mit Bezug auf ihre Ernährung besser dran als die untere und erklärt man auch hieraus, dass dieselbe in den früheren Perioden in der Entwicklung stets voran ist. Später gestalten sich nun freilich die Verhältnisse allmälig etwas günstiger für die unteren Körpertheile, dadurch, dass einmal das *Foramen ovale* langsam enger wird und so immer mehr Blut der *Cava inferior* für die rechte Kammer übrig bleibt, und zweitens durch Erweiterung des Endes des eigentlichen *Arcus aortae* und Verengerung des *Ductus Botalli*, welche letztere mit der Zunahme der Blutzufuhr zu den Lungen in Verbindung steht.

Die Umwandlung des fötalen Kreislaufes in den bleibenden geschieht nach der Geburt fast mit einem Schlage. Die Umbilicalvene und die Nabelarterien obliteriren wohl vorzüglich durch Bildung von Blutpfröpfen in denselben, was vielleicht auch vom *Ductus venosus* gilt. Was dagegen den *Ductus Botalli* und das *Foramen ovale* anlangt, so sind es hier besondere Wachsthumsphänomene, die ich an ersterem Kanale als eine Wucherung der Arterienhaut nachgewiesen habe, welche zugleich mit der Aenderung des Blutlaufes, den die Athmung bedingt, den Verschluss herbeiführen. Der *Ductus Botalli* schliesst sich übrigens viel rascher als das *Foramen ovale*, das, wie bekannt, auch sehr häufig zeitlebens wegsam bleibt, so jedoch, dass vermöge der Lage und Grösse der *Valvula foraminis ovalis* sein Offenstehen keinen Nachtheil bringt.

Blut. Ich sollte nun noch der Vollständigkeit halber auch von der Entwicklung des Blutes handeln, da jedoch die Bildung der ersten Blutzellen schon besprochen ist und dieser Gegenstand mehr ein histologisches Interesse darbietet, so glaube ich auf die Gewebelehre und vor Allem auf die ausführlichen Untersuchungen verweisen zu dürfen, welche Fahrner und ich selbst gerade über die Entstehung der Blutkörperchen der Säugethiere und des Menschen angestellt haben (Mikr. Anat. II. 2, Gewebel. 5. Aufl. St. 637).

Lymphgefässe. Von der Entwicklung der Lymphgefässe ist bis jetzt nur das Wenige bekannt, was ich von den Anfängen dieser Kanäle bei Froschlarven mitgetheilt habe (s. Gewebel. 5. Aufl.) und hat auch dieses mehr

Lymphdrüsen. histologisches als morphologisches Interesse. Von den Lymphdrüsen weiss man, dass sie erst um die Mitte der Fötalzeit erscheinen. Nach Breschet sind dieselben anfänglich einfache Lymphgefässplexus (*Le système lymphatique.* Paris 1836. pag. 185) und nach Engel gehen dieselben aus sprossentreibenden und vielfach sich windenden Lymphgefässen hervor (Prag. Viertelj. 1850. II. pag. 111).

Der Entwicklungsgeschichte des Venensystems ist in neuerer Zeit nur wenig Aufmerksamkeit zugewendet worden und hat man sich meist damit begnügt, die Angaben von Rathke anzunehmen, während doch eine einfache Ueberlegung hätte zeigen müssen, dass diese Gefässe im Zusammenhange mit der so verschiedenartigen Ausbildung der Annexa der Embryonen (Dottersack, Allantois, Placenta) und ihrer inneren Organe (Herz, Respirationsorgane, Leber, Harnorgane) nothwendig ebenso verschieden ausgeprägt vorkommen, wie die Arterien. Leider bin auch ich nicht in der Lage, die vorhandenen Lücken auszufüllen, immerhin möchte ich doch das Augenmerk auf die Säuger lenken, bei denen der Dottersack eine grössere Rolle spielt, wie bei den Nagern. Bei diesen Thieren erhalten sich die zwei *Venae omphalo-mesentericae* viel länger, als wenn der Dottersack früh vergeht, wie beim Menschen und den Wiederkäuern, und zeigt die Fig. 572, dass zur Zeit der Leberbildung nicht nur bereits zwei mächtige *Venae umbilicales* da sind, von denen schon Bischoff bei Säugern gezeigt hat, dass sie früh sich bilden, sondern auch die *Venae omphalo-mesentericae* noch doppelt und recht stark sind. Um dieselbe Zeit sind auch zwei starke *Venae cardinales* vorhanden, die jedoch, wie mir schien, nach den *Jugulares* sich bilden, welche ich bei einem jüngeren Embryo des 10. Tages (Figg. 214, 215) allein antraf und in den Vorhof des Herzens münden sah. Sowie die Leber weiter sich entwickelt, bilden sich beide *Omphalo-mesentericae* in dieselbe hinein, dagegen weiss ich über die Beziehungen der Nabelvene zur Leber und zur Nabelgekrösvene leider vorläufig nichts zu berichten und empfehle diesen Gegenstand der weiteren Untersuchung.

Götte fragt mit Recht (S. 786), auf welchem Wege die *Umbilicalis* und die *Ductus Cuvieri* aus der seitlichen Leibeswand ins Herz gelangen. Diese früher nicht bekannte Bahn habe ich bereits in der ersten Hälfte dieses Werkes aufgedeckt in der von mir *Mesocardium laterale* genannten Verbindung der

Leibeswand mit der Herzwand (Fig. 214 *ml*, 215 , die schon hinter dem Herzen von der Gegend der Darmpforte an beginnt (Figg. 216, 217).

In Betreff der Entwicklung der grossen Arterien und ihrer Klappen beim Hühnchen bringt Tonge eine Reihe neuer Angaben, unter denen die auffälligsten die sind, 1) dass die Scheidewand, die die primitive Aorta oder den *Truncus arteriosus* in *Aorta* und *Pulmonalis* trenne, von dem *Septum* zwischen dem 4. und 5. Aortenbogen aus sich entwickele und 2) dass die Semilunarklappen nicht dicht am Herzen aus den primitiven Klappen, sondern weit von demselben entfernt in der Nähe des Abganges der Aortenbogen sich entwickeln. Die Art und Weise, wie Tonge das *Septum* zwischen den beiden genannten Arterien, das doch doppelt ist, d. h. rechts und links vorhanden, zur Scheidewand des *Truncus arteriosus* sich gestalten lässt, ist mir unverständlich geblieben und was die Klappen anlangt, so ergeben meine Erfahrungen, dass die primitiven und bleibenden Klappen an demselben Orte entstehen. — Lindes (S. 12) lässt die Trennung des *Truncus arteriosus* des Hühnchens aus einer einfachen Leiste entstehen, die an der concaven Seite des *Truncus* und zwar an seiner Theilungsstelle zuerst auftritt und von da gegen die Kammer vorschreitend den Stamm in zwei theilt, dadurch dass die Leiste allmälig mit der gegenüberliegenden Wand verwächst.

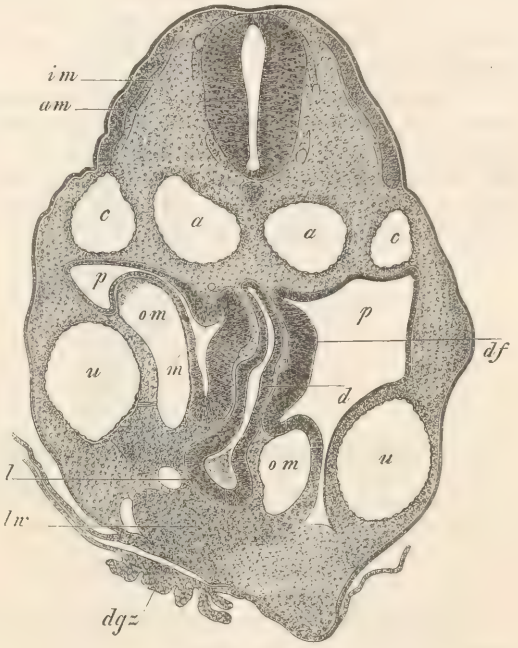


Fig. 572.

Fig. 572. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchens von 10 Tagen in der Gegend der Leber und der vorderen Darmpforte. 57mal vergr. *a* Aorta; *c Vena cardinalis; u Venae umbilicales; om Venae omphalo-mesentericae; p* Bauchhöhle; *d Duodenum*; *l* Leberanlage; *lw* Leberwulst; *dgz* Dottergangzotten; *am* äussere, *im* innere Muskelplatte; *df* Darmfaserplatte am *Duodenum* sehr dick und zwischen ihr und Epithel die in Bildung begriffene *Mucosa*; *m* Vorsprung der Darmfaserplatte, der vielleicht erste Milzanlage ist.

Literatur des Gefässsystems.

Ausser den früher citirten Arbeiten von Afanasieff (48), J. Arnold (52), Balfour (61), Dareste (87), Kölliker (125, 131), Lindes (144), Marshall (148), Oellacher (165), Prévost und Lebert (180), Rathke (186), Schenk (212, 214), Schmidt (219), Sertoli (230), Allen Thomson (240), Tonge (244) vergleiche man:

Bernays, Die Entwickl. d. Atrioventricularklappen, Leipzig 1877 Engelmann, mit 2 Taf. — Bruch, C., Ueber den Schliessungsprocess des *Foramen ovale* in Abh. d. Senckenb. nat. Gesellsch. Bd. IV. S. 46. — Gasser, Ueber die Entstehung des Herzens beim Huhn im Marb. Sitzungsber. 1876, No. 2 und in M. Schultze's Arch. Bd. XIV. S. 459. — Macdonald, W., On foetal Circulation, Edinburgh 1868.

VIII. Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane.

§ 61.

Harnorgane.

Als Harnorgane treten beim Embryo zweierlei Apparate auf, die man als embryonale und bleibende, primäre und secundäre bezeichnen kann. Zu den ersteren gehört die Urniere, Primordialniere, der Wolff'sche Körper mit seinem Ausführungsgange, dem Wolff'schen Gange, welcher in den Theil der *Allantois* oder des Harnsackes mündet, der im Leibe des Embryo gelegen, anfangs den Namen Harngang *Urachus* führt (siehe oben S. 193—202; S. 284—288; S. 367, 368) und selbst in den Theil des Enddarms sich einsenkt, der die Cloake heisst, später jedoch vom Darme sich trennt und dann unter dem Namen *Canalis* oder *Sinus urogenitalis* eine besondere Ausmündung des Harn- und Geschlechtsapparates darstellt. Die bleibende oder secundäre Niere entwickelt sich aus dem Ausführungsgange der Urniere oder dem Wolff'schen Gange und ergeben sich somit die beiderlei Harnorgane als Theile eines und desselben Systemes.

Urniere. Im Folgenden besprechen wir nun zunächst die Urniere, soweit als ihre Umbildungen nicht mit den Geschlechtsorganen in Beziehung stehen und dann die bleibende Niere.

Es ist im Früheren schon zu wiederholten Malen von der Urniere

oder dem Wolff'schen Körper des Hühner- und Säugethierembryo die Rede gewesen und bringe ich daher hier nur die Haupterscheinungen in Erinnerung. Zuerst entsteht der Urnierengang durch die Ablösung einer Zellenmasse der Seitenplatten da, wo dieselben an die Urwirbel

Fig. 573.

angrenzen (S. 120, Fig. 48; S. 154, Fig. 87, 88, 106, 107 vom Hühnchen; S. 279, Fig. 198, 200, 201 vom Kaninchen), welcher Strang anfänglich ganz und gar solid ist und erst nachträglich eine Höhlung erhält. Dieser Gang, der beim Hühnchen in der zweiten Hälfte des 2. Tages, beim Kaninchen am Ende des 8. oder am Anfange des 9. Tages auftritt,

Fig. 573. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 2mal vergrössert, von vorn und gestreckt. Die vordere Bauchwand ist theils entfernt, theils nicht dargestellt, so dass die Bauchhöhle viel weiter offen steht, als sie in dieser Zeit sich findet und das Herz bloszuliegen scheint. *a* Nasengruben; *b* Augen; *c* Unterkiefer (erster Kiemenbogen); *d* zweiter Kiemenbogen; *e* rechtes, *f* linkes Herzohr; *g* rechte, *h* linke Kammer; *i* Aorta; *k* Leberlappen mit dem Lumen der *Vena omphalo-mesenterica* dazwischen; *l* Magen; *m* Darm, durch einen kurzen engen Dottergang mit dem Dottersacke *n* verbunden, hier schon mit einem Gekröse versehen, das aber nicht dargestellt ist, und eine vortretende Schleife bildend; *o* Wolff'sche Körper; *pp* Allantois; *q* vordere, *r* hintere Extremitäten. Nach Bischoff.

erscheint zuerst in der Gegend der vorderen (4.—5.) Urwirbel und entwickelt sich von hier aus rasch nach hinten, so dass er beim Hühnchen schon am Ende des 2. Tages eine ansehnliche Länge besitzt und fast bis zu den letzten nun vorhandenen Urwirbeln sich erstreckt.

Im Zusammenhange mit diesem Gange bildet sich nun beim Hühnchen am 3. und 4., beim Kaninchen am 9. und 10. Tage eine zierliche einfache kammförmige Drüse, die in den Figg. 573 und 574 vom Hundeembryo nach Bischoff dargestellt ist (siehe die Drüse des Hühnchens vom 4. Tage bei Remak Taf. VIII, Fig. 3). Dieselbe erstreckt sich von der Lebergegend bis zum hinteren Ende der Abdominalhöhle und besteht aus einem an der lateralen Seite gelegenen Gange, dem Wolff'schen Gange, und vielen Querkanälchen, die auf den ersten Blick den Urwirbeln entsprechen, jedoch wenigstens bei den Säugethieren zahlreicher sind als diese. In Bischoff's Fig. 574 kommen nicht ganz zwei Abschnitte der Urniere auf einen Urwirbel und ich finde beim Kaninchen des 10. Tages, dass 2—3 Segmente der Drüse auf einen Wirbel fallen. Aus dieser Thatsache folgt, dass nicht nur, so viel bis jetzt bekannt war, die Urodelenurniere dysmetamer angelegt wird und steigern sich die Schwierigkeiten für die Auffassung dieses Organes als eines metameren und den Segmentalorganen der Anneliden homologen Gebildes (s. Fürbringer's zweite unten citirte Arbeit S. 100).

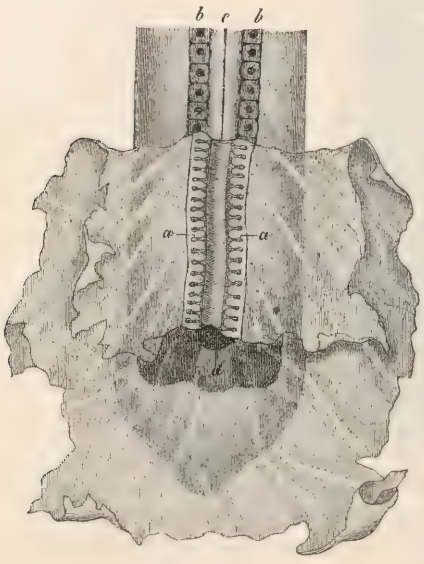


Fig. 574.

In dieser einfachsten Form verharrt jedoch die Drüse nicht lange, vielmehr bildet sich dieselbe bald zu einem compacten, blutreichen, röthlichen Organe um, das den wesentlichen Bau der bleibenden Niere

Fig. 574. Hinteres Ende eines Hundeembryo mit hervorsprossender Allantois. Das sogenannte Gefässblatt und das Darmdrüsenblatt oder die Anlage des Darmes und die benachbarten Theile des Dottersackes sind zurückgeschlagen, um die *Corp. Wolffiana* zu zeigen, 10mal vergr. Nach Bischoff. *a* Wolff'sche Körper mit dem Ausführungsgange und den einfachen blinden Kanälchen; *b* Urwirbel; *c* Rückenmark; *d* Eingang in die Beckendarmhöhle.

besitzt und nebst zahlreichen geschlängelten weiten Drüsenkanälchen, in denen Remak und ich vor Jahren bei Eidechsenembryonen Flimmerung beobachtet haben (Remak S. 59; ich in Müll. Arch. 1845, S. 518), ächte Malpighi'sche Körperchen besitzt. Ein früheres Stadium dieser Umbildung zeigen vom Menschen die Figuren 235 und 575, spätere mehrere bei den Geschlechtsorganen zu findende Abbildungen von Rindsembryonen und vom Menschen.

Die erste Entwicklung der Wolff'schen Drüse ist auf den S. 199—202 und 287 (Figg. 123—125) vom Hühnchen und Kaninchen besprochen und habe ich dem dort Mitgetheilten in erster Linie beizufügen, dass nun auch M. Braun bei Eidechsenembryonen und Th. Egli beim Kaninchen (ll. ii. cc.) wesentlich dieselben Verhältnisse gefunden haben, wie ich. Diesem zufolge entstehen die Querkanälchen der Urniere unabhängig vom Urnierengange aus den Mittelplatten; während ich jedoch beim Hühnchen die Anlagen derselben andeutungsweise in Form von Schläuchen (Urnierenschläuchen) vorfand, die in die Peritonealhöhle einmünden, Bildungen, die den von Semper zuerst bei den *Plagiostomen* gefundenen »Trichtern«, die man jetzt von vielen niedern Wirbelthieren (*Anamnia*) kennt, verglichen werden können, vermisste ich solche Bildungen beim Kaninchen, und dasselbe melden nun auch Braun für die Reptilien (vielleicht mit Ausnahme der Eidechsen) und Egli vom Kaninchen. Bei diesen Thieren (nach Fürbringer's neuesten Mittheilungen auch bei Hühnerembryonen) entwickeln sich an der ventralen und medialen Seite des Wolff'schen Ganges aus den Mittelplatten oder, wie man wohl mit demselben Rechte sagen kann, aus der zelligen Auskleidung der Peritonealhöhle in erster Linie in einer Reihe hintereinander

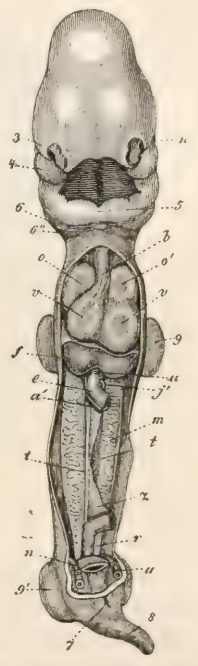


Fig. 575.

Fig. 575. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen nach Coste gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vorderen Brust- und Bauchwand und eines Theiles des Darmes. *n* Auge; 3 Nasenöffnung; 4 Oberkieferfortsatz; 5 vereinigte Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens oder primitiver Unterkiefer; 6 zweiter, 6″ dritter Kiemenbogen; *b Bulbus Aortae; o, o′* Herzohren; *v v* rechte und linke Kammer; *u Vena umbilicalis; f* Leber; *e* Darm; *a′ Arteria omphalo-mesenterica; j′ Vena omphalo-mesenterica; m* Wolff'sche Körper; *t* Blastem der Geschlechtsdrüse; *z mesenterium; r* Enddarm; *n Arteria*; 7 Mastdarmöffnung oder Oeffnung der Kloake; 8 Schwanz; 9 vordere, 9′ hintere Extremität.

gelegene solide zapfen- oder birnförmige Gebilde, die Urnierenstränge (Figg. 108, 109, 117, 144), welche bald vom Peritonealepithel sich lösen und dann eine Höhlung erhalten, in welchem Zustande dieselben mit Rathke Urnierenbläschen oder mit Braun Segmentalbläschen heissen können. Beim Kaninchen bilden sich diese Bläschen am zehnten und eilften Tage aus und da um diese Zeit die Urniere noch nicht ganz angelegt ist, so hat man am 11. Tage die beste Gelegenheit die Urnierenbläschen in allen früheren Stadien der Entwicklung zu sehen. Am hintersten Ende der Urniere sind am 11. Tage die Ur-

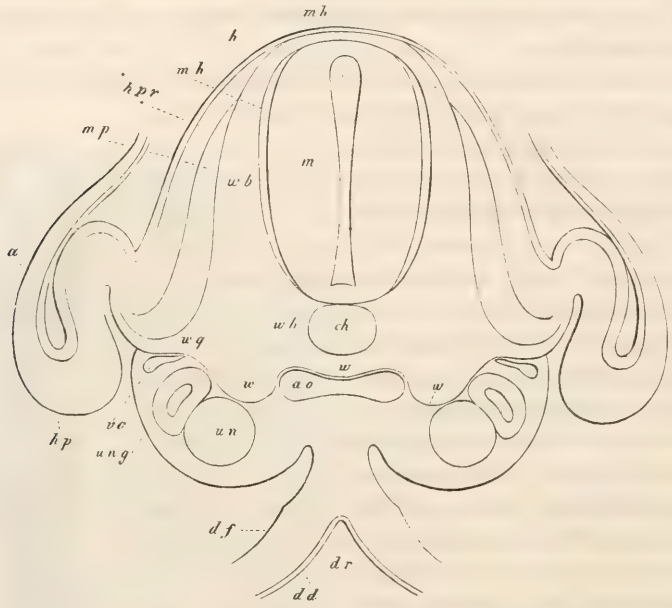


Fig. 576.

Fig. 576. Querschnitt durch den hintern Theil des Rumpfes eines Hühnerembryo von 4 Tagen. 90—100mal vergr. *ao* die verschmolzenen 2 primitiven Aorten; *vc Vena cardinalis*; *wh* häutige Anlage des Wirbelkörpers, die Chorda *ch* nur unten umfassend; *www* wenig scharf markirte Grenze der Producte des Urwirbels gegen die Producte der Mittelplatten und die Aorta; *wb* häutige Wirbelbogen über dem Medullarrohre *m* vereint (*Membr. reuniens superior* Rathke); *wq* Fortsetzung der Wirbelanlage gegen die Bauchwand (Querfortsatz und Rippe); *mp* Muskelplatte; *hpr* Hautplatte des Rückens; *mh* Hülle des Markes, ein Product des Urwirbels; *a* Amnion; *un* Urnierenbläschen; *ung* Urnierengang; *hp* Hautplatte; *df* Darmfaserplatte; *dr* Darmrinne; *dd* Darmdrüsenblatt.

nierenelemente, wie man die einzelnen Glieder der Urniere mit einem allgemeinen Namen bezeichnen kann, noch solid und in Abschnürung begriffen, dann kommen Blasen, die hinteren von 80—90, die vorderen von 100—113 μ, die im Frontalschnitte queroval, im Querschnitte mehr rundlich erscheinen und zum Theil noch Andeutungen einer Verbindung mit dem Peritonealepithel durch einen kurzen Zellenstrang zeigen. Untersucht man an einem 11tägigen Kaninchenembryo die Beziehungen dieser Gebilde zum 40—54 μ breiten Urnierengange, so ergibt sich mit Sicherheit, dass die hinteren Urnierenelemente dem Gange nur anliegen, wogegen die vordersten mit demselben in Verbindung getreten sind. Diese Verbindung kommt nicht dadurch zu Stande, dass der eine oder andere Theil oder beide Ausstülpungen bilden, die sich vereinen, sondern geschieht, da der Wolff'sche Gang und die Urnierenbläschen von Hause aus sich berühren, einfach dadurch, dass die beiden Wandungen in der Mitte der Berührungsstelle verschmelzen und einen Verbindungskanal der beiderlei Höhlungen erzeugen. Gleichzeitig hiermit gehen aber die Urnierenblasen weitere Veränderungen ein, die zur Erzeugung ihrer Malpighi'schen Körperchen führen. Jede Blase wandelt sich nämlich in einen Sförmig gebogenen Schlauch um, und aus der vom Wolff'schen Gange abgewendeten medialen Krümmung des Urnierenschlauches geht das Malpighi'sche Körperchen hervor in derselben Weise, wie diess unten bei der Niere geschildert werden soll. (Man vergl. auch Fürbringer l. i. c. No. 2, Taf. II., Fig. 21, 23). Denkt man sich bei der Fig. 125 auf S. 201 den Urnierenschlauch *w k* vom Peritonealepithel abgelöst, so würde die hackenförmige Krümmung, aus welcher ein Ast der *Vena cardinalis* (*v c*) herauskommt, die Stelle bezeichnen, aus welcher auch beim Kaninchen das *Corpusculum Malpighianum* her-

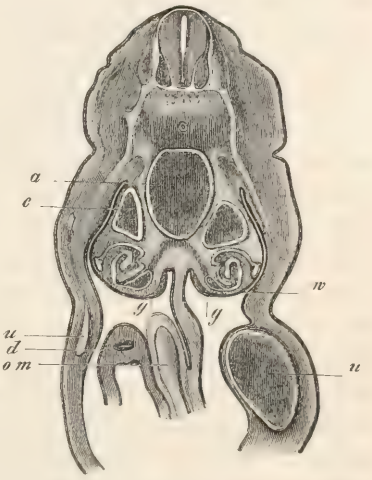


Fig. 577.

Fig. 577. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchens von 11 Tagen. 17mal vergr. *a* Aorta; *c Vena cardinalis*; *w* Wolff'scher Körper; *g* Anlage der Geschlechtsdrüse; *u Vena umbilicalis*; *d* Darm; *o m Vena omphalo-mesenterica.*

vorgeht. Einmal soweit, wachsen dann die einzelnen queren Urnierenschläuche ungemein rasch in die Länge und knäueln sich auf, so dass es schwer wird, an Schnitten das genaue Verhalten derselben zu ermitteln. Immerhin habe ich noch an der in der Figur 577 dargestellten Urniere, die nun in einem stark vortretenden Längswulste der hinteren Bauchwand, dem Urnierenwulste, enthalten ist, nachzuweisen vermocht, wie die verschiedenen Kanälchen zusammengehören und verlaufen. Aus dem Wolff'schen Gange entspringt zunächst ein sehr enges Kanälchen, welches an der dorsalen Seite der Urniere medianwärts die ganze Breite des Organes durchzieht, dann schleifenförmig sich umbiegt und weiter werdend denselben Weg nach der lateralen Seite zurückläuft und endlich nach einer dritten Umbeugung an dem in der Ventralseite und medianwärts gelegenen Malpighi'schen Körperchen ausgeht. Weiter werden dann diese drei Hauptkrümmungen dadurch verwickelter, dass an den Umbeugungsstellen Nebenkrümmungen in anderen Ebenen dazu kommen, und endlich wird der Verlauf der einzelnen Kanälchen so zusammengesetzt, dass er an Schnitten nicht mehr enträthselt werden kann. Der Bau der entwickelten, ein compactes Organ darstellenden Urniere ist überhaupt noch nicht hinreichend erforscht und werden fernere Beobachter vor Allem darauf zu achten haben, ob dieselbe später neue Kanälchen bildet und neue Malpighi'sche Körperchen ansetzt und wie es sich mit den von Dursy beobachteten Theilungen der Drüsenkanälchen verhält. In dieser Beziehung bemerke ich hier noch, dass nach Fürbringer's sorgfältigen Untersuchungen bei den Amphibien zu den primären ventralen Urnierenanlagen in den hinteren Abschnitten der Drüse secundäre und tertiäre dorsale kommen, von welchen die ersteren in die primären, die letzteren in die secundären Kanälchen einmünden, so dass somit die in den Urnierengang mündenden Endstücke der primären Kanälchen wie Sammelröhren erscheinen und wirklich Theilungen derselben sich finden. Alle diese späteren Drüsenanlagen entwickeln sich retroperitoneal, was übrigens auch von den hinteren Abschnitten der primären Urnierenanlagen gilt, als solide Zellenstränge, die secundär Höhlungen erhalten. Schon vor Fürbringer hatte übrigens auch Bornhaupt (l. c. p. 27) die nachträgliche Entstehung von neuen Elementen der Urniere des Hühnerembryo behauptet, ohne über die Art und Weise der Entstehung derselben Genaueres angeben zu können, welche Lücke nun ebenfalls durch Fürbringer ausgefüllt wurde, der fand (l. i. c. No. 2, S. 69), dass beim Hühnchen die secundären Urnierenanlagen, ebenso wie die primären, an der medialen Seite derselben als solide Sprossen des Peritonealepithels auftreten. Die Gegend der Urniere, wo diese secun-

dären Anlagen sich bilden, und die Art ihrer Verbindung mit den primären Kanälen hat jedoch auch Fürbringer nicht untersucht.

Der Urnierengang, der wie wir oben gesehen, von vorn nach hinten sich bildet, erreicht beim Kaninchen am 11. Tage den *Sinus urogenitalis* und öffnet sich in denselben Fig. 579'. Hierbei liegt sein unterstes

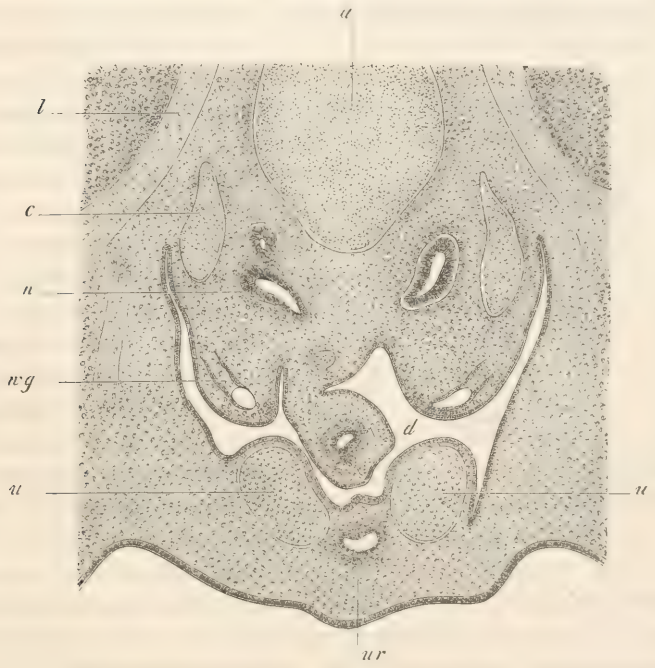


Fig. 578.

Ende jederseits in einem Vorsprunge der hinteren Bauchwand, der *Plica urogenitalis* von Waldeyer (Fig. 578), welcher mit der Zeit immer länger und vorstehender wird und ganz unten mit demjenigen der anderen Seite verschmilzt.

Wir verlassen nun für einmal die Urnieren, um bei den Geschlechtsorganen wieder zu denselben zurückzukehren und wenden uns zu den bleibenden Nieren.

Fig. 578. Theil eines Querschnittes durch das hintere Rumpfende eines Kaninchens von 14 Tagen. 49mal vergr. *a* Aorta, dahinter die Chorda; *c Vena cardinalis*; *n* Theil der Nierenanlage auf der einen Seite mit zwei Ampullen; *wg* Wolff'scher Gang, jetzt noch ohne Müller'schen Gang in der *Plica urogenitalis* gelegen; *l* Lumbalnerv; *u Arteriae umbilicales; ur Urachus; d* Dickdarm.

Entwicklung der Niere des Hühnchens.

Von der Niere des Hühnchens hatte Remak vor Zeiten angegeben, dass dieselbe am 6. Tage aus der hinteren Wand der Cloake oder des letzten Endes des Mastdarmes in Form von zwei hohlen Blindsäckchen hervorwachse (Taf. VI, Fig. 83), es ist jedoch später durch Götte und Kupffer (No. 137) nachgewiesen worden, dass auch beim Hühnchen, ebenso wie nach Kupffer bei Säugethieren (s. unten), am Ende des 5. oder am Anfange 6. Tages die Niere aus dem Ausführungsgange der Urniere hervorsprosst und zwar hart oberhalb seiner Einmündung in die Cloake. Bald nach ihrer Entstehung trennt sich beim Hühnchen die blindsackförmige Nierenanlage vom Wolff'schen Gange, indem beide gegen die Cloake zu von einander sich sondern, sodass bereits nach 20—24 Stunden die Trennung erfolgt ist und die Nierenkanäle etwas oberhalb der Wolff'schen Gänge in die Cloake münden.

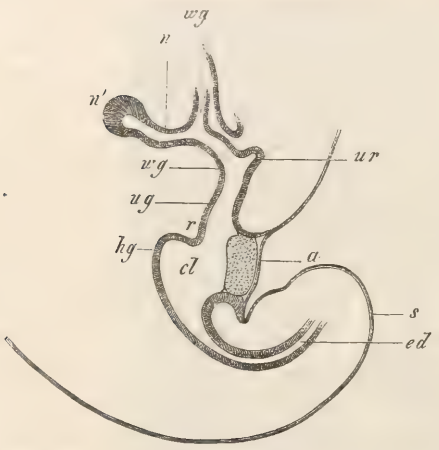


Fig. 579.

Die hohle Anlage der Niere des Hühnchens wächst nach Remak nach dem Typus der Lunge weiter und treibt auch bald hohle Aeste in die gemeinsame Faserhülle hinein, welche Remak vom 7. und 8.—9. Tage zierlich dargestellt hat (Figg. 84 und 85). Bis zum zehnten Tage haben alle hohlen Endäste der Nierenanlage noch einen geraden Verlauf, von da an aber beginnen dieselben sich zu winden, womit dann der Unterschied einer Rinden- und Marksubstanz auftritt, so dass es wahrscheinlich wird, dass das Organ ganz und gar aus hohlen Sprossen sich aufbaut.

Niere der Säugethiere.

Für die Säugethiere haben bis jetzt zuerst Kupffer bei Schafsembryonen und dann Lieberkühn bei Embryonen des Maulwurfs die erste Entwicklung der Niere verfolgt, welchen Beobachtungen ich solche an Kaninchenembryonen anreihen kann. Die jüngste Nierenanlage, die ich bei einem Kaninchenembryo vom 11. Tage (s. Fig. 175) und circa

Fig. 579. Sagittalschnitt durch das hintere Leibesende eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 10 Stunden. 45mal vergr. *wg* Wolff'scher Gang; *n* Nierengang; *n'* Anlage der Niere; *ug Sinus urogenitalis*; *ur* Urachusanfang; *cl* Cloake; *hg* Gegend wo in der Medianebene der Hinterdarm in die Cloake mündet; *ed* Postanaler Theil des Enddarmes; *a* After oder Cloakalspalte; *s* Schwanz; *r* Perinealfalte.

5 mm Länge (der Embryo gekrümmt gemessen, antraf, ist in der nebenstehenden Figur 579 dargestellt und bestand dieselbe aus einem 0,17 mm langen hohlen Schlauche, der nahe an der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Cloake aus der dorsalen Wand desselben entsprang und leicht schief dorsal- und kopfwärts verlief. Eine besondere, ihm allein eigene Umhüllung besass diese epitheliale, am Anfange 45 μ und am Ende 91 μ breite und mit einem einschichtigen Epithel von 19—26 μ versehene Nierenanlage oder »Nierengang« (Kupffer) nicht, vielmehr lag dieselbe einfach in den den Wolff'schen Gang umgebenden Mesodermaschichten vor den Urwirbeln drin. Doch verdient hervorgehoben zu werden, dass jetzt schon das blasenförmige Ende des Ganges oder die Anlage der eigentlichen Niere von einer dichteren Lage von Mesodermazellen umgeben war, als der übrige Theil derselben.

In weiterer Entwicklung wächst der Nierengang oder die Nierenanlage in die Länge, zerfällt bald in eigentliche Niere und in *Ureter* und rückt letztere immer mehr an dem Wolff'schen Gange in die Höhe, bis sie hinter den untersten Theil der Urniere zu liegen kommt, von wo aus sie schliesslich so weit in die Höhe rückt, dass sie am Ende dem obersten Theile der Wolff'schen Körper gleichsteht. Gleichzeitig mit diesem Vorgange ändern sich auch die Beziehungen der untersten Theile des anfänglichen Nierenganges oder des späteren Ureters zum Wolff'schen Gange. Anfänglich verlängert sich nach Kupffer beim Schafe der beiden Kanälen gemeinschaftliche Theil des Wolff'schen Ganges noch etwas (Fig. 580), später jedoch, wenn der Genitalstrang und was damit zusammenhängt gebildet ist (siehe unten), wird das gemeinschaftliche Stück immer mehr in den *Sinus urogenitalis* einbezogen, bis zuletzt beide Theile für sich einmünden, wobei zugleich, wie schon Kupffer mit Recht angibt, eine solche Drehung des Ureters um den Wolff'schen Gang statthat, dass ersterer vor den anderen zu liegen kommt.

Die Veränderungen des primitiven Nierenganges mit Bezug auf seinen Bau sind folgende: Indem das blasenförmig erweiterte Ende desselben noch weiter wird und zugleich nach oben und nach unten in die Länge sich streckt, gestaltet sich dasselbe zur Anlage der eigentlichen Niere oder wenn man lieber will, zu einem primitiven Nierenbecken und aus diesem, an welches der nun zum *Ureter* gewordene Rest des Nierenganges an der medialen Seite sich ansetzt, sprossen nun eine gewisse Anzahl weiter Blindsäcke oder Ampullen hervor, die, je nachdem es sich um Nieren mit Einer oder vielen Pyramiden, ohne oder mit Nierenkelchen handelt, die Anlagen der Kelche oder von Sammelröhren, resp. der *Ductus papillares* sind. Beim Kaninchenembryo fand ich diese primitiven Ausbuchtungen am 14. Tage in erster Entwicklung

und gibt die Fig. 580 das Bild eines Frontalschnittes aus dieser Zeit und die Fig. 578 einen Querschnitt. Beachtung verdient, dass Hand in Hand mit diesen Veränderungen auch die mesodermatische Umhüllung des Organes immer deutlicher als etwas Besonderes von dem umliegenden Gewebe sich abgrenzt und zwar dadurch, dass die dichtere Zellenlage, die von Anfang an die blasenförmige Anlage der Niere umgab, mit den Umgestaltungen derselben sich vermehrt und allmälig wie eine dicke Umhüllung um das epitheliale Rohr erzeugt, an der dann später zwei Theile sich unterscheiden lassen und zwar erstens eine äussere lockere Lage, die schon im Stadium der Fig. 580 eine Bohnenform besitzt und an der Seite des Ureters an eine noch lockere Umhüllungsschicht dieses Kanales angrenzt und 2) eine dichtere, genau dem Epithelialrohre und seinen Ausbuchtungen folgende Schicht, die die zellige Scheide oder Umhüllungsschicht der Harnkanäle heissen soll.

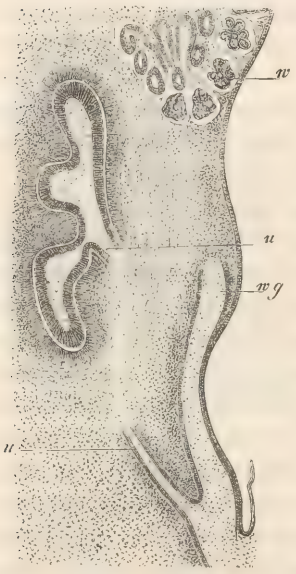


Fig. 580.

Hat das primitive Nierenbecken seine ersten Ausbuchtungen oder Ampullen getrieben, die im Stadium der Fig. 580, bei einer Länge der Niere von 0,61 mm, 85—114 μ in der Breite messen, so folgen bald weitere Umgestaltungen, indem diese an den Enden je in zwei hohle Sprossen auswachsen, von welchem Vorgange die Fig. 1 von Riedel (l. i. c.) die ersten Spuren und meine Fig. 581 vorgerücktere Stadien zeigt, und diese Theilungen schreiten von nun an solange fort, bis die Niere ihre volle Zahl von Harnkanälchen erreicht hat, so dass mithin die ganze Drüse nach Art der Lungen als ein von Anfang an und in allen späteren Stadien hohles Organ entsteht. Zugleich erleiden nun aber die Hohlsprossen der späteren Stadien eigenthümliche Umgestaltungen, die mit

Fig. 580. Sagittalschnitt durch die Nierengegend eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 60mal. *n* Anlage der Niere sammt ihrer Umhüllung; *u* Ureter; *wg* Wolff'scher Gang, der mit dem Ureter zusammen in einen weiteren Kanal ausmündet, der, wie andere Schnitte lehren, schon am 12. Tage als seitlicher Anhang der Cloake erscheint und als letztes Ende des Wolff'schen Ganges anzusehen ist; *w* unterster Theil der Urniere. Breite des Wolff'schen Ganges 57—70 μ, des Ureters 22—28 μ, des beiden gemeinschaftlichen Raumes 0,14 mm.

der Bildung der Malpighi'schen Körperchen in Zusammenhang stehen und bei den Nieren mit nur Einer Pyramide früher beginnen, als bei denen mit vielen Pyramiden. Beim Kaninchen, das nur Eine Pyramide und keine *Calyces renales* besitzt, glaube ich gesehen zu haben, dass schon die zweite Generation von paarigen Hohlsprossen Malpighi'sche Körperchen liefert, wogegen beim Rinde und Schweine diess erst später der Fall ist.

Die bei der Bildung der Malpighi'schen Körperchen eintretenden

Fig. 581.

Veränderungen sind von Toldt am genauesten untersucht und am besten beschrieben worden und finde ich die Angaben dieses Forschers in Allem bestätigt. Eine hohle Endsprosse beginnt, indem sie weiter wuchert, S förmig sich zu schlängeln und zugleich sammelt sich um diese Schlängelungen die oben erwähnte zellige Scheide in so reichlichem Maasse an, dass das Ganze bei kleinen Vergrösserungen wie ein besonderer, birnförmiger, ovaler oder mehr kugeliger Körper erscheint, den ich mit dem Namen »Nierenknospe« (*Pseudoglomeruli*, Colberg) bezeichne. An einer solchen Knospe nun wird die zweite Windung oder die Endwindung dadurch zum Malpighi'schen Körperchen, dass sie nach und nach zu einer gekrümmten Platte von der Form einer Kugelschale sich auszieht und den Theil der zelligen Scheide, der an ihre Concavität angrenzt, der zugleich mitwuchert und zu einem kugeligen Gebilde sich umwandelt, umwächst. Ein solcher Gestalt umgebildetes Harnkanälchen, wie es die Fig. 582 in den ersten Stadien darstellt, lässt sich mit Riedel mit einem tief ausgehöhlten doppelblättrigen Löffel vergleichen.

Fig. 581. Sagittalschnitt der Niere eines Kaninchens von 16 Tagen. Vergr. 63mal. *a* hohle Endsprossen des Ureters oder Ampullen; *m* Anlagen der Malpighi'schen Körperchen. Länge der Niere 1,16 mm, Breite 0,54 mm; Breite der Ampullen 48—59 μ.

der eine sehr platte, spaltförmige Höhle enthielte, dessen Stiel anfangs tief in die Höhle eingedrückt wäre, und später mit dem Rande derselben sich verbinden würde, oder auch (Toldt) mit einer gestielten Caoutschucblase, deren eine Wand an die andere angedrückt wäre. In Betreff der bei der Entstehung der Malpighi'schen Körperchen wirksamen Momente hat wohl schon Remak das Richtige errathen, wenn er sagt (S. 121), dass es scheine, dass die Gefässknäuel ganz unabhängig von den Harnkanälchen zur Ausbildung kommen und soviel mindestens sicher sei, dass die letzteren die Gefässknäuel umwachsen. In der That

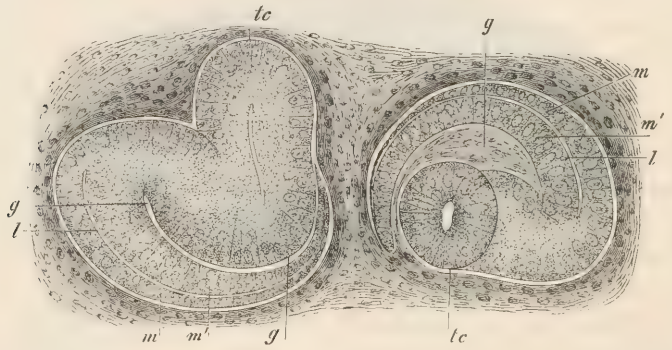


Fig. 582.

lässt sich, den letzteren Punkt anlangend, in keiner Weise nachweisen, dass die Malpighi'schen Kapseln der Einstülpung blasig erweiterter Enden der Harnkanälchen durch die *Glomeruli* ihren Ursprung verdanken — eine Aufstellung, die Remak durch seinen zweideutigen Ausdruck, dass die Harnkanälchen »napfförmig eingestülpte Erweiterungen« bilden, verschuldet hat — und umgekehrt ist auch ein Einfluss der Enden der Harnkanälchen auf die Bildung der *Glomeruli* nicht gut denkbar. Hiermit soll jedoch nicht gesagt sein, dass beide Theile nicht aufeinander einwirken und mag namentlich die primitive Krümmung der Enden der Harnkanälchen von dem Widerstande der umgebenden wuchernden zelligen Scheide bedingt sein. Auch der so früh auftretende

Fig. 582. Zwei Nierenknospen eines Kaninchens von 1,7 cm Länge (16.—17. Tag). 400mal vergr. *tc* Harnkanälchen, das von einer Ampulle aus zur Nierenknospe geht (späterer Stiel des M.'schen Körperchens); *l*, *m*, *m'* Anlage des Malpighi'schen Körperchens; *l* Höhlung dieser Anlage; *m* Anlage des Epithels der Müller'schen Kapsel; *m'* Anlage des Epithels auf dem *Glomerulus*; *g g* Bindesubstanzlage, die später zum *Glomerulus* wird, an der einen Knospe irrthümlich als Spalte dargestellt.

Unterschied in der Dicke der äusseren und inneren Epitheliallage der *Glomeruli* (Fig. 582 mm'), den Toldt genau gezeichnet hat, kann theilweise in mechanischen Momenten seine Begründung finden, wogegen die Ausbildung des *Glomerulus* und die Umwachsung desselben durch das Harnkanälchen als gleichzeitig auftretende Wachsthumsphänomene anzusehen sind.

Die einmal gebildeten Malpighi'schen Körperchen erhalten ihre Vollendung dadurch, dass das Harnkanälchen die in seiner Aushöhlung liegende Glomerulusanlage, die früh Blutgefässe erhält, immer mehr umwächst, so dass am Ende nur noch die Zutrittsstelle der Gefässe offen bleibt, während anderseits der Stiel passiv vom Rande an die Seite der Kugelschale rückt und schliesslich den dem Eintritte der Gefässe gegenüberliegenden Pol erreicht. Eine Vergleichung der Fig. 582 mit der Fig. 6 auf Taf. VIII von Remak, welche ein Zwischenstadium dieser Umgestaltung wiedergibt, wird verständlich machen, wie dieselbe vor sich geht.

Mit Bezug auf die bei der Entstehung der Malpighi'schen Körperchen vorkommenden Einzelnheiten ist noch Manches zu untersuchen. In der Regel scheint von den beiden Ampullen, in welche ein Harnkanälchen am Ende ausgeht, zuerst nur die eine ein Malpighi'sches Körperchen zu liefern und die andere erst dann, nachdem dieselbe wieder sich getheilt hat oder in die Theilung einzugehen begriffen ist (Toldt Fig. 4), es kann aber auch, wie Riedel's Fig. 7 und meine Fig. 581 lehrt, eine solche Umbildung an beiden Ampullen stattfinden und dann treiben, so lange die Niere noch wächst, die Harnkanälchen in der Nähe der *Glomeruli* neue Sprossen (Toldt Figg. 5, 6, 8). Besondere Beachtung verdienen auch die von Remak erwähnten »seitenständigen« *Glomeruli*, die er bei Säugethierembryonen, aber auch bei erwachsenen Katzen gesehen haben will (l. c.).

Die Harnkanälchen, die zu den eben angelegten *Glomeruli* führen, sind anfänglich ungemein einfach, bald aber beginnen dieselben zu wachsen und sich zu schlängeln und liefern später die gewundenen Kanälchen beider Ordnungen und die Henle'schen Schleifen. Hierbei vergehen dann auch, indem diese Theile nach und nach von den Malpighi'schen Körperchen sich lösen, die Nierenknospen und werden ihre Theile in die zuerst sich entwickelnde Rindensubstanz der Niere aufgenommen. Je mehr Harnkanälchen, Malpighi'sche Körperchen und gewundene Kanälchen entstehen, um so dicker wird die Rindenlage. Zugleich nimmt aber auch die Zahl der Sammelröhren je länger je mehr zu und zwar dadurch, dass immer mehr peripherische Theile in deren Bereich gezogen werden. Es gehen nämlich die Harnkanälchen, die

Malpighi'sche Körperchen liefern, lange Zeit hindurch mit ihren Anfängen in Sammelröhren über, und so entsteht nach und nach die Marksubstanz des Organes, deren volle Ausbildung in eine spätere embryonale Zeit fällt. In Betreff der *Ductus papillares*, schliesse ich mich an Riedel an, welcher annimmt, dass später keine solchen mehr erzeugt werden und dass somit, weil die anfängliche Zahl derselben viel geringer sei, als die spätere, die ersten Papillargänge bis zur 2. oder 3. Theilung nach und nach in das Nierenbecken einbezogen werden. Dieses Aufgehen im Nierenbecken kann meiner Meinung nach einfach durch Resorption eines Theiles des in früheren Zeiten sehr mächtigen und lockeren *Hilusstroma* (s. Fig. 581) vor sich gehen und brauchen hierbei keine Auflösungsvorgänge an den primitiven *Ductus papillares* angenommen zu werden. Riedel statuirt auch eine Auflösung der grösseren tiefsten Malpighi'schen Körperchen, wie mir scheint ohne Grund, und hat er sich wohl dadurch täuschen lassen, dass, wie Toldt richtig angiebt, an embryonalen Nieren die erst entstandenen Malpighi'schen Körperchen die grössten sind und im Innern ihre Lage haben, bis zuletzt alle in der Grösse einander ähnlicher werden. Mit Bezug auf manche andern Erscheinungen der späteren Nierenentwicklung verweise ich auf Schweigger-Seidl (l. i. c.) Toldt und Riedel und hebe hier nur noch hervor, dass nach Letzterem die Nieren blindgeborener Thiere der Grenzschicht der Rinde (Lage gewundener Kanälchen ohne Malpighi'sche Körperchen) noch entbehren, was nach Toldt auch für den Menschen gültig ist (S. 18).

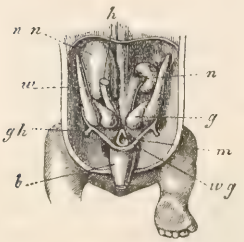


Fig. 583.

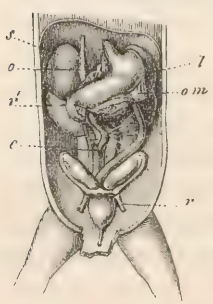


Fig. 584.

Niere des Menschen.

In Betreff der Niere des Menschen merke ich noch folgendes an. Bei einem Embryo zwischen der 6. und 7. Woche war die Niere

Fig. 583. Harn- und Geschlechtsorgane eines acht Wochen alten menschlichen Embryo etwa 2mal vergr. *n n* rechte Nebenniere; *w* Urniere; *w g* Ausführungsgang derselben; *n* Niere; *g* Geschlechtsdrüse, hier von etwas auffallender Gestalt; *m* Mastdarm; *g h* Leistenband des Wolff'schen Körpers (*Gubernaculum Hunteri* oder *Lig. uteri rotundum*); *b* Blase; *h* untere Hohlvene.

Fig. 584. Ein Theil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr. *s* Nebenniere; *o* kleines Netz; *r'* Niere; *l* Milz; *o m* grosses Netz; *c Coecum; r Lig. uteri rotundum.* Ausserdem sieht man Blase, *Urachus, Ovarium, Tuba,* Uterusanlage, Magen, *Duodenum, Colon.*

1⅝ mm gross, bohnenförmig und platt und hatte hinter dem unteren Theile der Urniere ihre Lage. In der 8. Woche betrug die Niere 2.5 mm in der Länge und lag noch ganz hinter der grossen Nebenniere (Fig. 583), wogegen im 3. Monate die Niere unterhalb der Nebenniere an der hinteren Bauchwand zum Vorschein kommt (Fig. 589) und von nun an rascher wächst als die Nebennieren. Die schon im zweiten Monate auftretenden Läppchen (ich, Toldt) bleiben während der ganzen Embryonalperiode bestehen und bilden sich immer deutlicher aus, um nach der Geburt rasch mit einander zu verschmelzen.

Die innere Ausbildung der fötalen menschlichen Niere hat Toldt verfolgt und derjenigen der Säuger gleich gefunden, weshalb ich nur folgendes hervorhebe.

Schon im 2. Monate finden sich Malpighi'sche Körperchen, z. Th. von derselben Grösse, wie beim Erwachsenen und haben Mark und Rinde fast gleiche Dicke. Im dritten Monate werden die Papillen deutlich, die Marksubstanz misst 1,54 mm, die Rinde 0.82 mm. Im 4. Monate erkennt man zuerst Henle'sche Schleifen. In Entwicklung begriffene *Glomeruli* fand Toldt vereinzelt noch am 7. Tage nach der Geburt, vermisste dieselben dagegen ganz und gar bei einem Kinde von 3 Monaten.

Harnblase. Die Harnblase entsteht aus dem Urachus oder dem Stiele der *Allantois*. Beim Menschen entwickelt sich derselbe schon im zweiten Monate mit seinem nahezu untersten Theile zu einem spindelförmigen Behälter, der Harnblase, die durch einen kurzen Gang mit dem Mastdarme sich vereint und an ihrem obern Ende mit einem anfangs noch hohlen Gange, dem eigentlichen *Urachus*, durch den Nabel in den Nabelstrang eintritt und in demselben mit dem Reste des Epithelialrohres der *Allantois* sich verbindet (s. oben S. 368). Später verengert sich der *Urachus* und schliesst sich zuletzt in einer noch nicht genau bestimmten Zeit, nachdem die Allantoisreste schon lange vergangen sind, und bildet das *Ligamentum vesicae medium*. Doch ist die Obliteration dieses Kanales selten vollkommen, indem nach Luschka selbst noch beim Erwachsenen Reste des Epithelialrohres des *Urachus* vorkommen können (Virch. Arch. Bd. 23). Von der Harnblase ist nur noch das zu sagen, dass sie beim Fötus lange Zeit ihre Spindelform bewahrt und selbst nach der Geburt das *Ligamentum medium* noch eine Zeit lang vom obersten zugespitzten Ende aus entsendet.

Nebennieren. An diesem Orte behandle ich auch die Nebenniere, von der schon früher bei Gelegenheit der Entwicklung des *Sympathicus* die Rede war (S. 618). Bei Säugethieren ist die Entwicklung dieses Organes insofern nicht schwer zu verfolgen, als sich ergibt, dass dasselbe selbständig ohne Beziehungen zu irgend anderen Theilen in dem vor der Bauchaorta

und zwischen den Wolff'schen Körpern hinter dem *Mesenterium* gelegenen Blasteme entsteht. In zwei linienförmigen Zügen nimmt an genannter Stelle das *Mesoderma* eine besondere Structur an. Gewisse Zellen desselben ordnen sich zu cylindrischen, netzförmig verbundenen Strängen und zwischen denselben entwickeln sich Blutgefässe in mässiger Zahl, so dass ein Gewebe entsteht, das in Manchem an das Leberparenchym von Embryonen erinnert, jedoch viel weniger blutreich ist. Beim Kaninchen sah ich die ersten Spuren des Organes am 12. und 13. Tage und erschien um diese Zeit jede Nebenniere als eine Ansammlung von etwas grösseren rundlichen Zellen mit dazwischenliegenden spärlicheren Spindelzellen. Am 14. Tage ist die Nebenniere an Querschnitten schon 0,27 breit und 0,37 tief (*Diameter dorso-ventralis*) und vor einem grossen sympathischen Ganglion gelegen. Im Innern zeigt dieselbe jetzt ganz deutliche netzförmig verbundene Zellenstränge von 14—16 μ mit spärlicheren Zwischenzügen von Bindesubstanz und Gefässen. Am 16. Tage bestimmte ich die Länge der Nebennieren an Längsschnitten auf 1,56 mm und lag dieselbe dem 1—4. und der oberen Hälfte des 5. Lendenwirbels entlang. Auffallend war ihre Zusammensetzung aus einem unteren dickeren (*Diam. dorso-ventralis* 0,39 mm) und einem oberen dünneren Abschnitte, welche jedoch beide genau dieselbe Structur besassen. An Querschnitten von Embryonen vom 16.—17. Tage zeigte es sich, dass, während die Nebennieren am oberen Ende deutlich getrennt waren, dieselben mit ihren unteren Enden sich vereinigten und wirklich in Ein Organ zusammenschmolzen. Bei einem Embryo von 1,7 cm (16.—17. Tag) massen die verschmolzenen Nebennieren in der Breite 0,54 mm und ihre Seitentheile in *Diam. dorso-ventralis* 0,57—0,65 mm. In der verschmolzenen Mitte befand sich ein Nervenknoten von länglich-rundem Querschnitte und 0,108 Breite, 0,16 Tiefe. Hinter den Nebennieren lag ein anderes sympathisches Ganglion, dann die Aorta. Seitlich grenzte an sie ventralwärts der Wolff'sche Körper und hinter diesem die grosse *Vena cardinalis* und erst lateralwärts von dieser befanden sich die Nieren. An diesen älteren Nebennieren sind die Netze von Zellensträngen ungemein deutlich und zeigen letztere einen Durchmesser von 16—18—20 μ und Elemente indifferenter Art und unbestimmten Gepräges, die mit jungen Fettzellen oder den Bindesubstanzzellen des Hodengewebes noch die meiste Uebereinstimmung zeigen. — Mit diesen meinen Angaben vergleiche man, was Remak und Brunn gefunden haben. Remak lässt beim Hühnchen die Nebenniere in der zweiten Brütwoche aus dem Kopftheile der von ihm sogenannten Geschlechtsnerven entstehen und behauptet ihre Zellen hätten anfänglich die Natur von Ganglienzellen. Später sollen die inneren

Zellen ihre nervöse Natur beibehalten, die äusseren dagegen durch Aufnahme von Fett in Markzellen übergehen. In vollem Gegensatze hierzu konnte v. Brunn von Beziehungen der Nebenniere zum Nervensysteme nichts finden, sah dagegen am 8. Brüttage das Organ an derselben Stelle wie bei Säugern und von dem oben vom Kaninchen geschilderten Baue und glaubt die ersten Anlagen desselben zwischen der 96.—120 Stunde (am 5. Tage) wahrgenommen zu haben. Bei Säugethieren fand Brunn die Nebennieren bei Kaninchenembryonen von 38 mm (20—21. Tage, ich) deutlich aus zwei Substanzen gebildet und war besonders auffallend, dass die braune, der Cardinalvene anliegende und durch viele Gefässe mit ihr verbundene Marksubstanz im untern Theile des Organes an der medialen Seite von der Rindensubstanz nicht bedeckt war und im untersten Abschnitte sogar allein noch vorhanden war, woraus v. Brunn schliesst, dass beide Substanzen des Organes eine verschiedene Anlage haben.

Die Bildung der Malpighi'schen Körperchen der Niere und eines Theiles der Harnkanälchen wird von zahlreichen Autoren (Kupffer, Bornhaupt, His, Thayssen, Riedel, Lieberkühn, Braun) nicht von der ersten hohlen Nierenanlage oder dem Nierengange, sondern von besonderen Anlagen abgeleitet, über deren Herkunft die meisten nichts bemerken, während Braun dieselben, jedoch nicht mit Bestimmtheit auf das *Peritoneum* bezieht. Mir hat eine genaue Untersuchung der Niere von Kaninchenembryonen in dieser Beziehung keine Zweifel gelassen und bin ich entschieden der Ansicht, dass die Niere mit Bezug auf diesen Punkt ein Organ sui generis ist und keine Vergleichung mit der Urniere zulässt. In Betreff der Entwicklung der Malpighi'schen Körperchen der Urnieren stimmen die Angaben von Braun und besonders von Fürbringer mit dem, was ich gesehen habe, überein und schliessen sich somit auch im Wesentlichen an die Schilderungen von Toldt an.

Eine vergleichende Behandlung der Urnieren und Nieren, sowie der Vornieren (W. Müller), liegt ausserhalb des Rahmens dieses Werkes und verweise ich mit Rücksicht auf diese wichtige Frage vor allem auf die unten citirten Arbeiten von Gegenbaur, W. Müller, Semper, Balfour, Meyer, Spengel, Braun und Fürbringer.

§ 62.

Geschlechtsorgane im Allgemeinen. Geschlechtsdrüsen.

Entwicklung der inneren Geschlechtsorgane im Allgemeinen.

Die Schilderung der Entwicklung der Geschlechtsorgane erheischt zwar kein Zurückgehen auf die allerfrühesten Zustände, doch sind es auch hier wiederum die Wolff'schen Körper, die als Ausgangspuncte dienen, da gewisse Theile der Geschlechtsorgane im innigsten Zusammenhange mit diesen Drüsen, ja selbst aus gewissen Theilen derselben sich hervorbilden. An der medialen vorderen Seite der Wolff-

Geschlechtsdrüse.

schen Körper und in innigem Zusammenhange mit ihnen entsteht die Geschlechtsdrüse (Hoden oder Eierstock), welche so viel man weiss bei beiden Geschlechtern anfänglich vollkommen gleich beschaffen ist, und gleichzeitig mit dieser Drüse entwickelt sich neben dem Wolff'schen Gange noch ein zweiter Kanal, der sogenannte Müller'sche Gang oder der Geschlechtsgang, der ebenfalls in das untere Ende der Harnblase oder den *Sinus urogenitalis* einmündet. Beim männlichen Geschlechte nun vergeht dieser Müller'sche Gang später wieder bis auf geringe Ueberreste (den sogenannten *Uterus masculinus* oder die *Vesicula prostatica*), dagegen tritt die Geschlechtsdrüse mit dem Wolff'schen Gange in Verbindung, welcher zum Samenleiter wird und auch die Samenbläschen entwickelt. Es ergibt sich somit eine ganz merkwürdige Betheiligung der Primordialniere an der Bildung des samenableitenden Apparates; immerhin ist zu bemerken, dass die Drüse selbst dem grössten Theile nach mit dem Geschlechtsapparate keine Vereinigung eingeht, sondern zum Theil schwindet, zum Theil in ganz untergeordnete und bedeutungslose Theile, wie die *Vasa aberrantia testis* und das Organ von Giraldès, sich umwandelt. Beim weiblichen Geschlechte sind nun umgekehrt der Wolff'sche Körper und sein

Müller'scher Gang oder Geschlechtsgang.

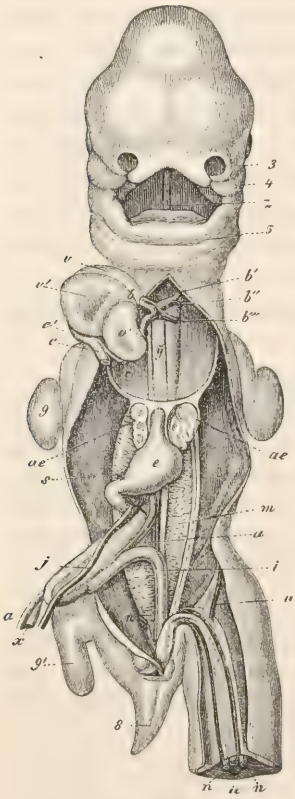


Fig. 585.

Fig. 585. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste; 3 linker äusserer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b Bulbus aortae; b'* erster bleibender Aortenbogen, der zur *Aorta ascendens* wird; *b''* zweiter Aortenbogen, der den *Arcus aortae* gibt; *b'''* dritter Aortenbogen oder *Ductus Botalli; y* die beiden Fäden rechts und links von diesem Buchstaben sind die eben sich entwickelnden Lungenarterien; *c'* gemeinsamer Venensinus des Herzens; *c* Stamm der *Cava superior* und *Azygos dextra; c''* Stamm der *Cava sup.* und *Azygos sinistra; v'* linkes Herzohr; *v* rechte, *v'* linke Kammer; *ae* Lungen; *e* Magen; *j Vena omphalo-mesenterica sinistra; s* Fortsetzung derselben hinter dem *Pylorus*, die später Stamm der Pfortader wird; *x* Dottergang; *a Art. omphalo-mesenterica dextra; m* Wolff'scher Körper; *i* Enddarm; *n Arteria umbilicalis; u Vena umbilicalis*, 8 Schwanz; 9 vordere, 9' hintere Extremität. Die Leber ist entfernt. Der weisse Streifen an der inneren Seite des linken Wolff'schen Körpers ist die Geschlechtsdrüse und die zwei Streifen an der äusseren Seite desselben der Müller'sche Gang und der Urnierengang.

Gang ohne allen grösseren Belang und verschwinden, wie es scheint, bis auf den Nebeneierstock ganz und gar, dagegen treten hier die Müller'schen Gänge in ihre vollen Rechte ein und erscheinen als das, was sie in der That in der Anlage sind, als Geschlechtsgänge, indem sie mit ihren unteren verschmolzenen Enden zum Uterus und zur Scheide und mit den oberen getrennt bleibenden Theilen zu den Eileitern sich umbilden.

Geschlechtsdrüsen.

Nach dieser übersichtlichen Schilderung führe ich nun der Reihe nach die einzelnen Abschnitte der Geschlechtsorgane gesondert vor und beginne mit den Geschlechtsdrüsen, deren erstes Auftreten, weniger was die Zeit als das sonstige Verhalten anlangt, bis anhin noch in tiefes Dunkel gehüllt ist. In der fünften, deutlicher in der sechsten Woche gewahrt man beim menschlichen Embryo an der inneren Seite der Wolff'schen Körper und denselben dicht anliegend zwei weissliche Streifen (Fig. 585), deren weitere Verfolgung bei Embryonen der siebenten und achten Woche bald zeigt, dass dieselben nichts als die Geschlechtsdrüsen sind. Ueber die Entstehung dieser Streifen ist vom Menschen nichts bekannt. Was dagegen die Säugethiere und die Vögel anlangt, so ist es bei jungen Embryonen leicht an Querschnitten die Beziehungen der Geschlechtsdrüsen zu den genannten Organen zu ermitteln. Die ersten genaueren Angaben über diese Verhältnisse verdanken wir Bornhaupt. Nach diesem Forscher zeigt sich beim Hühnchen am 5. Tage auf dem Wolff'schen Körper eine Längsfurche und zugleich lässt der an der medialen Seite dieser Furche gelegene Streifen der Urniere eine auffallende Verdickung des Peritonealepithels erkennen, welche theils durch eine Schichtung der Zellen, theils dadurch erzeugt wird, dass neben den kleineren Elementen auch grössere runde auftreten. Unter diesem verdickten Epithelstreifen befindet sich eine Lage embryonalen Bindegewebes, in welchem eine in der ganzen Länge des Wolff'schen Körpers verlaufende und sein Blut aufnehmende Vene ihre Lage hat, und ist somit der Epithelialstreifen scharf geschieden von der Urniere und ihren Elementen, der, wie Bornhaupt wahrscheinlich zu machen sucht, sowohl die Pflüger'schen Eischläuche als auch die Hoden-

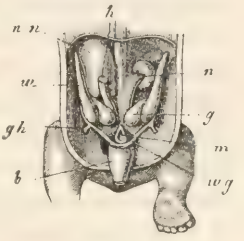


Fig. 586.

Geschlechtsdrüsen des Hühnchens.

Fig. 586. Harn- und Geschlechtsorgane eines acht Wochen alten menschlichen Embryo etwa 2mal vergr. *n n* rechte Nebenniere; *w* Urniere; *w g* Ausführungsgang derselben; *n* Niere; *g* Geschlechtsdrüse, hier von etwas auffallender Gestalt; *m* Mastdarm; *g h* Leistenband des Wolff'schen Körpers (*Gubernaculum Hunteri* oder *Lig. uteri rotundum*); *b* Blase; *h* untere Hohlvene.

kanälchen erzeugt. Diese wichtigen Angaben Bornhaupt's hat denn Waldeyer bei Hühnerembryonen weiter geprüft und dessen Angaben über eine Verdickung des Peritonealepithels in der Gegend der Geschlechtsorgane vollkommen bestätigt gefunden. Waldeyer nennt dieses Epithel der *Regio germinativa* (W) Keimepithel, trennt dasselbe scharf von dem übrigen Bauchfellepithel und findet es später auf zwei Stellen der Urniere beschränkt. Aus dem lateralen Keimepithel entsteht der Müller'sche Gang, aus dem medialen der Eierstock und gelang es Waldeyer bestimmter als Bornhaupt (und Pflüger) zu zeigen, dass dieses Epithel die Eier und, wie er glaubt, auch die Eischläuche liefert. Was dagegen den Hoden anlangt, an dem Waldeyer auch ein dünneres Keimepithel findet, so glückte es ihm nicht, irgend eine Beziehung des Epithels zu den Samenkanälchen zu finden und leitet er diese Kanälchen von Sprossen des Wolff'schen Körpers ab.

Geschlechtsdrüsen der Säuger.

Die Säugethiere anlangend, so hat zuerst Egli die Anlage der Geschlechtsdrüsen beim Kaninchen genauer verfolgt und schliesst sich derselbe in Betreff des Eierstockes und des Keimepithels an Waldeyer und mit Rücksicht auf den Hoden an Bornhaupt an. Ich selbst habe vor allem beim Kaninchen, dann aber auch beim Rinde, Schafe, Schweine und den Carnivoren diese Angelegenheit verfolgt und sehe ich mich genöthigt, eine besondere Stellung in dieser Frage einzunehmen. Das Keimepithel Waldeyr's ist an den bezeichneten Stellen leicht zu bestätigen, ebenso seine Beziehungen zur Eibildung und der Entstehung des Müller'schen Ganges, dagegen finde ich keine Veranlassung, dasselbe in einen schroffen Gegensatz zum Bauchfellepithel zu bringen oder gar wie Egli (S. 53) das spätere Peritonealendothel gar nicht von demselben abzuleiten. Das Keimepithel Waldeyer's ist einzig und allein dadurch ausgezeichnet, dass es gewisse Theile des Sexualapparates und wie man beifügen kann, auch der Urnieren (die Segmentalblasen) erzeugt, im Uebrigen kommt ein solches, d. h. ein dickeres, aus cylindrischen Zellen gebildetes Epithel auch an vielen anderen Stellen der Pleuroperitonealhöhle, wie z. B. in der Herz- und Lungengegend (s. die Figg. 214—217) der Region der Leber und des *Pancreas* (Figg. 540, 543) und im Becken ohne Beziehungen zu den Sexualorganen vor. Ferner geht das Keimepithel mit unmerklichen Uebergängen in embryonales Peritonealepithel über und wandelt sich selbst, mag es dicker oder dünner gewesen sein, unmittelbar in das bleibende Peritonealendothel um. Hierzu kommt, dass nach Semper das ächte Keimepithel gewisser Plagiostomenmännchen später in gewöhnliches Peritonealendothel sich umwandelt, ohne seine Fähigkeit, männliche Vorkeime zu erzeugen, einzubüssen (l. c. p. 468). Diesem zufolge kann das Keimepithel fürderhin nur als

ein Theil des Peritonealepithels angesehen werden, welcher in besondere Beziehung zu den Geschlechtsorganen tritt und nicht als eine ganz und gar eigenartige Bildung.

Die erste Entstehung der Geschlechtsorgane sehe ich wie Bornhaupt und gibt die Fig. 577 bei kleiner Vergrösserung ein Bild der Geschlechtsleiste, *Stria germinativa*, die beim Kaninchen am 14. Tage als eine halbmondförmige Verdickung an der medialen Seite der Wolff'schen Körper erscheint und in Gestalt einer Epithelverdickung an derselben Stelle schon am 12.—13. Tage sichtbar ist. Nach meinen Erfahrungen habe ich keinen Grund, eine uranfängliche Verschiedenheit der Geschlechtsdrüsen anzunehmen, indem ich nicht nur in frühen Zeiten bei allen Embryonen ohne Ausnahme, sondern auch noch bei ausgesprochenem männlichem Typus, wenigstens in frühester Zeit, eine dickeres Epithel auf der Geschlechtsleiste finde und schliesse ich mich in dieser Beziehung an Bornhaupt, Egli (S. 56), aber auch an Semper (l. c. St. 467) und an Braun (S. 216) an, welche für die Fische und Reptilien ebenfalls eine primitive Uebereinstimmung der Geschlechtsanlagen behaupten.

Von meinen Erfahrungen über die weitere Umbildung der Geschlechtsdrüsen wird weiter unten die Rede sein und bemerke ich hier nur, dass ich bei beiden Geschlechtern eine wesentliche Betheiligung der Urniere an derselben annehme und dem Keimepithel nur eine Bedeutung für die Bildung der Eier und Müller'schen Gänge zuschreibe.

Einmal angelegt wachsen die Geschlechtsdrüsen rasch und treten ebenso wie die Wolff'schen Körper immer mehr vor, so dass sie scheinbar in die Bauchhöhle zu liegen kommen; zugleich erhalten beide Organe eine Art Gekröse, das von den Wolff'schen Körpern noch nicht erwähnt wurde. Bei diesen letzteren Organen ist das Gekröse bei den Säugethieren, bei denen dieselben viel grösser werden, sehr deutlich, doch lässt es sich auch beim Menschen in der siebenten bis achten Woche nachweisen. Bei beiden zeigt es einige Eigenthümlichkeiten, die eine besondere Erwähnung verdienen (Fig. 587) und die von mir schon in der ersten Auflage besprochen wurden. An der Drüse selbst ist dasselbe breit und niedrig, etwa wie das *Mesocolon ascendens*, dagegen stellt dasselbe am oberen Ende derselben eine kleine freie, zum *Diaphragma* verlaufende bogenförmige Falte mit zwei oder selbst drei Ausläufern dar, die ich das Zwerchfellsband der Urniere heisse (Fig. 587, *d*) und ist auch an dem Theile des Ausführungsganges, der unterhalb der Drüse liegt, als eine kleine senkrecht stehende Platte nachzuweisen, die später von Waldeyer den Namen *Plica urogenitalis* erhielt. Ferner geht vom Wolff'schen Gange genau am unteren Ende der Drüse

Zwerchfellsband der Urniere.

Leistenband der Urniere.

eine Bauchfellfalte zur Leistengegend, welche ich das Leistenband der Urniere nenne (Fig. 587, *i*), ein Gebilde, das wir später unter den Namen *Gubernaculum Hunteri* und *Ligamentum uteri rotundum* treffen werden. Was die Geschlechtsdrüsen anlangt, so besitzen dieselben, sobald sie eine nur etwas bedeutendere Entwicklung erlangt haben, eine kleine Bauchfellfalte, die sie mit der Urniere verbindet, die je nach dem Geschlechte Hoden- oder Eierstockgekröse, *Mesorchium* oder *Mesoarium* heisst. Ausserdem zieht sich von beiden Enden der Geschlechtsdrüse 1) eine obere Falte zum Zwerchfellsbande der Urniere (Fig. 587, 2*h''*) und 2) ein unteres Bauchfellband zum Urnierengange (Fig. 587, 2*h'*), welches denselben gerade da trifft, wo das Leistenband von ihm abgeht.

Mesorchium. Mesoarium.

Hoden und Eierstöcke entsprechen sich ursprünglich in der Form genau (Fig. 587), gegen das Ende des zweiten Monates wird jedoch beim Menschen das erste Organ breiter und verhältnissmässig kürzer, während der Eierstock eine gestrecktere Form beibehält. Zugleich ändert sich auch die Stellung der Geschlechtsdrüsen in der Art, dass dieselben beim weiblichen Geschlechte mehr schief sich lagern, und ist von dieser Zeit an, d. h. in der neunten bis zehnten Woche, auch von dieser Seite her die Diagnose gesichert. Die weitere Entwicklung besprechen wir nun bei den beiden Drüsen gesondert, doch finde ich mich nicht veranlasst, auf die äusseren Gestalt- und Grössenverhältnisse noch weiter einzugehen und will ich nur das Wesentlichste dessen mittheilen, was über die inneren Structurverhältnisse ermittelt ist.

Hoden des Menschen.

Vom Menschen sind die frühesten Zustände des Hodens auf den feineren Bau noch gar nicht untersucht und ist alles was ich mittheilen kann das, dass bei Embryonen von neun und zehn Wochen die Samenkanälchen als gerade, einer neben dem andern quer durch den Hoden sich erstreckende Stränge von 45—49 μ Durchmesser angelegt waren, die ganz und gar aus grossen Zellen von 13—18 μ bestanden, keine *Membrana propria* besassen und durch zarte Züge sich entwickelnden Bindegewebes von einander getrennt waren. In der eilften bis zwölften Woche waren die Stränge, die nun schon Samenkanälchen heissen konnten, etwas schmäler (27—45 μ), mit zarter homogener Hülle und kleineren Zellen. Viele zeigten Theilungen, andere kurze Aestchen wie Sprossen; alle verliefen schon etwas geschlängelt und bildeten mit ihren Aestchen schon wie Andeutungen kleiner *Lobuli*. Die *Albuginea*, die aus der ursprünglichen Drüsenanlage hervorgeht, ist schon im dritten Monate zu erkennen, nimmt jedoch erst später eine grössere Festigkeit an. In der Mitte des Embryonallebens treten auch die Windungen der Samenkanälchen und Läppchen mehr hervor, doch wachsen die ersten nur langsam

in die Breite und sind noch bei Neugeborenen mindestens $^1/_2$mal dünner als beim Erwachsenen.

Hoden der Säuger und des Hühnchens.

Die Hoden von Säugethieren und Hühnchen unterscheiden sich nach Waldeyer schon sehr früh von den Eierstöcken dadurch, dass ihr Peritonealepithel (Keimepithel Waldeyer) viel niedriger ist. Mit

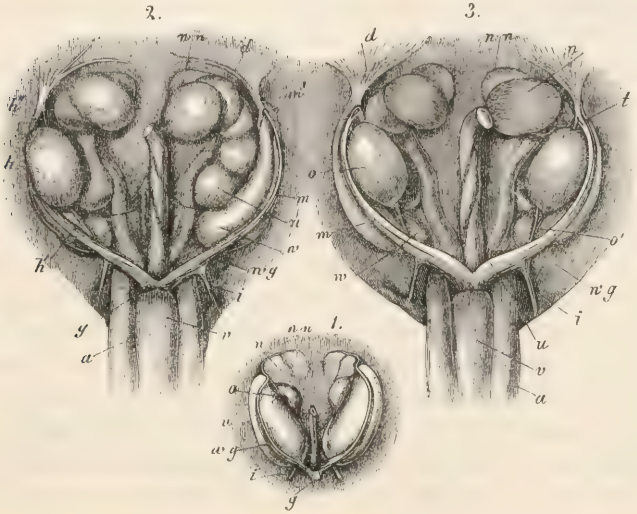


Fig. 587.

Bezug auf die innere Entwicklung fand Waldeyer beim Hühnchen, dass am 7. Tage an der dem Wolff'schen Körper zugekehrten dorsalen und lateralen Seite des Hodens die ersten Spuren der Samenkanälchen in Gestalt von strangförmigen Zellencomplexen auftreten und spricht er die Vermuthung aus, dass dieselben vom Wolff'schen Körper abstammen

Fig. 587. Geschlechts- und Harnorgane von Rindsembryonen. 1. Von einem $1^1/_2$'' langen weiblichen Embryo, einmal vergrössert. *w* Urniere; *w g* Urnierengang mit dem Müller'schen Gange; *i* Leistenband der Urniere; *o* Eierstock mit einer oberen und unteren Bauchfellfalte; *n* Niere; *n n* Nebennieren; *g* Geschlechtsstrang, gebildet aus den vereinigten Urnieren- und Müller'schen Gängen. 2. Von einem $2^1/_2$'' langen männlichen Embryo, nicht ganz 3mal vergr. Der eine Hoden ist entfernt. Buchstaben wie bei 1., ausserdem *m* Müller'scher Gang; *m'* oberes Ende desselben; *h* Hoden; *h'* unteres Hodenband; *h''* oberes Hodenband; *d* Zwerchfellsband des Wolff'schen Körpers; *a* Nabelarterie; *v* Blase. 3. Von einem $2^1/_2$'' langen weiblichen Embryo, nicht ganz 3mal vergrössert. Buchstaben wie bei 1. und 2., ausserdem *t* Oeffnung am oberen Ende des Müller'schen Ganges; *o'* unteres Eierstocksband; *u* verdickter Theil des Müller'schen Ganges, Anlage des Uterushornes.

und nichts als ein Theil der Drüsenkanäle dieses Organes sind, die in die Hodenanlage hineinwuchern. Und zwar unterscheidet Waldeyer an der Urniere des Hühnchens, wie schon vor langer Zeit Joh. Müller, zweierlei Kanälchen. Die einen weiteren betrachtet er als absondernde (Urnierentheil W.), die andern engeren, an der dorsalen Seite der Drüse befindlichen (Taf. VI, Fig. 58) als zum Hoden in Beziehung stehende, welche den von ihm sogenannten Geschlechtstheil oder Nebenhodentheil des Wolff'schen Körpers bilden.

Ganz anders fasst Bornhaupt, dem auch Egli beistimmt, diese Verhältnisse auf. Nach diesem Autor (S. 29 flgd.) entstehen in der Geschlechtsdrüsenanlage des Hühnchens am 5. und 6. Tage zellige Balken, welche wahrscheinlich vom Peritonealepithel abstammen und beim männlichen Geschlechte vom 8. Tage an zu den Samenkanälchen sich umbilden, jedoch noch bei 19tägigen Embryonen solid sind, während die *Tunica albuginea* bereits am 12. Tage deutlich wird. In ähnlicher Weise lässt Egli beim Kaninchen vom 15. Tage an das Keimepithel Sprossen in die Tiefe der Geschlechtsdrüsenanlage treiben, welche am 16. Tage zu Samenkanälchen sich umbilden. An diesem Tage sei das Oberflächenepithel nur 10 μ dick, darunter folge eine 18 μ dicke Lage von parallel der Oberfläche gelagerten Spindelzellen, während das Innere von Strängen epithelartiger Zellen und von Bindesubstanz mit Gefässen eingenommen werde, von denen erstere die Anlagen der Samenkanälchen darstellen.

Meine Erfahrungen über diese Frage gehen dahin, dass, solange als nicht die Geschlechtsdrüse die Anlage einer *Albuginea* (die vorhin nach Egli erwähnte oberflächliche Lage von Spindelzellen) und ein niedriges Epithel oder im Innern deutlich gewundene oder einander parallele quere Zellenstränge zeigt, dieselbe in keiner Weise als männlich zu erkennen ist und weiss ich daher nicht, woher Egli und Bornhaupt die Berechtigung hernehmen, die von ihnen gefundenen, mehr weniger bestimmten Zeichen von Sprossenbildungen des Keimepithels ins Innere nicht nur auf den Eierstock, sondern auch auf den Hoden zu beziehen. Dies wäre nur dann möglich, wenn ein solches Einwachsen entweder bei ganz sicher als Hoden zu erkennenden Organen auch noch vorkäme, was ganz bestimmt nicht der Fall ist, oder wenn dasselbe bei vielen (sagen wir 100 oder 200) Embryonen desselben indifferenten Stadiums beobachtet worden wäre, indem man dann mit grösster Wahrscheinlichkeit behaupten dürfte, auch männliche Embryonen untersucht zu haben. Somit ist für mich diese erste Frage noch eine offene, wenn sich nicht auf der anderen Seite nachweisen lässt, dass die Samenkanälchen anderswoher stammen und zwar von dem Wolff'schen Kör-

per, wie Waldeyer annimmt. In dieser Beziehung habe ich nun in erster Linie zu bemerken, dass ich mit Egli der Ansicht bin, dass Waldeyer's Unterscheidung von zweierlei Kanälchen im Wolff'schen Körper nicht durchführbar ist, indem seine zweite Art nur engere secernirende Kanäle sind, nichts destoweniger habe ich in neuester Zeit, nachdem ich früher nach dieser Seite nur negative Resultate erhalten hatte (l. i. c.), wie Sernoff, Thatsachen beobachtet, die für Waldeyer's Grundannahme sprechen. Beim Kaninchen finde ich abweichend von Egli den Hoden bereits am 14. Tage an den deutlich gewundenen, soliden Samenkanälchen erkennbar. Ein solcher Hoden zeigte in einem Falle ein ziemlich dickes Epithel von 15—16 μ, aber keine Spur von Wucherungen desselben in das Innere, wohl aber eine deutliche Anlage der *Albuginea* unter demselben. An mehreren Schnitten aus dem vorderen Theile des Organes gingen vom Wolff'schen Körper aus 1—3 Zellenstränge von 27—32 μ in die Hodenanlage, die einerseits bis zu einem Malpighi'schen Körperchen, anderseits auf 81—108 μ weit in die Hodenanlage hinein sich verfolgen liessen, welche hier noch keine Samenkanäle enthielt. Ein zweiter Kaninchenembryo von 1,7 cm (16.—17. Tag), dessen Hoden gewundene Samenstränge von 21 μ enthielt, liess deutlich erkennen, dass dieselben bis an den Wolff'schen Körper herangehen. Hier wurden dieselben breiter und spärlicher und zeigte sich an Einem Schnitte eine Verbindung eines solchen Stranges von 32—37 μ Dicke mit dem Epithel eines Malpighi'schen *Glomerulus*.

Bei einem Rindsembryo von 2,2 cm ferner, dessen Geschlechtsdrüse noch keinen ausgeprägten Character zeigte, aber doch ihres niedrigen Keimepithels halber mit Wahrscheinlichkeit als Hoden angesprochen werden durfte, zeigte die Eine Geschlechtsdrüse in fünf aufeinanderfolgenden Schnitten einen quer getroffenen Kanal mit cylindrischem Epithel von 0,085 mm Querdurchmesser, der, an der einen Seite schmäler werdend und mit Pflasterepithel versehen, mit einem Malpighi'schen Körperchen sich zu verbinden schien und andererseits an Einer Stelle zwei solide kurze Zellensprossen in das *Stroma* der Drüse abgab.

Endlich bemerke ich noch, dass ich nie wahrgenommen habe, dass, wie Egli diess angiebt, die Hodenstränge in der Nähe der Oberfläche des Organes zuerst entstehen, welche Thatsache derselbe zur Unterstützung seiner Annahme verwerthet, dass dieselben vom Keimepithel abstammen. Immer und ohne Ausnahme erfüllen diese Stränge, sobald sie deutlich werden, den ganzen Hoden und sind in der Nähe des Wolff'schen Körpers ebenso ausgeprägt, wie in der Nähe der Oberfläche.

Diese Beobachtungen, so unvollkommen und spärlich sie sind, gewinnen durch die neuen Erfahrungen von M. Braun an Reptilien an

Gewicht, dessen Erfahrungen ich hier mit seinen eigenen Worten wiedergebe (l. c. S. 205):

»Die Geschlechtsdrüse der Reptilien wird in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern angelegt; sie entsteht als langgestreckte, faltenartige Erhebung an der medialen Fläche der Urnieren und wird aus einem bindegewebigen *Stroma* und dem verdickten Peritonealepithel, dessen einzelne Elemente zum Theil in Ureier sich umgewandelt haben, zusammengesetzt. Jedes Malpighi'sche Körperchen, deren Reihe an der Basis der Geschlechtsdrüse liegt, entsendet gegen die letztere einen soliden Fortsatz (Eidechse, Blindschleiche) oder einen Kanal (Ringelnatter), welche zu einem langgestreckten, vielfach durchbrochenen Zellstrange (Segmentalstrange Br.) zusammentreten, von dem aus eine Einwucherung in die Keimdrüse (*Lacerta*, *Anguis*, *Platydactylus*) stattfindet. Die eingewucherten Segmentalstränge erscheinen wie ein Blatt in der Geschlechtsdrüse und treten ventral mit dem verdickten und Ureier führenden Epithel in Verbindung, es erfolgt eine Einwanderung der Ureier sowohl durch diese Verbindung aber auch durch das *Stroma* in die Segmentalstränge hinein. Bei *Lacerta*, *Anguis* und wohl auch bei *Platydactylus* bilden sich beim Männchen aus den Segmentalsträngen die Hodenkanälchen, während zu gleicher Zeit das Ureierlager allmälig schwindet; beim Weibchen degeneriren die eingewucherten Segmentalstränge, während das Ureierlager sich bedeutend vergrössert und in Form zweier spindelförmiger Wülste auf dem *Ovarium* sich anordnet.

Bei der Natter sendet nur beim Männchen der von den Malpighischen Körperchen kommende Kanal, der, wie es scheint, wenigstens auf grössere Strecken sich mit davor und dahinter liegenden Kanälen zu einem Längskanal verbindet, eine Anzahl seitlicher Kanälchen in die Geschlechtsdrüse hinein, welche mit dem verdickten Peritonealepithel derselben in Verbindung treten; sie sind die Hodenkanälchen, die sich später wieder vom *Peritoneum* trennen. Beim Weibchen degeneriren diese ebenfalls an den Malpighi'schen Körperchen entstandenen Kanälchen sehr bald, während das Ureierlager sich vergrössert. — Die Eifollikelbildung geht während des ganzen Lebens vom Ureierlager aus vor sich, so dass ein Urei, umgeben von einer Zahl von Peritonealzellen, sich abschnürt und von einer bindegewebigen Umhüllung umfasst wird.«

Eigenthümlich ist dieser Darstellung von Braun ausserdem noch, dass die vom Keimepithel abstammenden und bei beiden Geschlechtern auftretenden Ureier sammt andern Epithelzellen in die von der Urniere stammenden Samenkanälchen hingelangen und schliesst sich diese Behauptung nahe an die der Zeit nach vorangehenden Darstellungen von

Semper an, denen zufolge bei den *Plagiostomen* die Geschlechtsproducte beider Geschlechter anfänglich ganz gleich sind und im Keimepithel ihren Ursprung nehmen. Dagegen hat Semper von einer Betheiligung der Urniere an der Bildung der Geschlechtsdrüsen nichts wahrgenommen, abgesehen davon, dass beim Hoden das basale Hodennetz mit dem Centralkanale ausschliesslich durch Wucherungen und Verwachsungen der zu den *Vasa efferentia* werdenden Segmentalgänge entsteht.

Ebenso wie Semper lässt Götte bei Bombinator (No. 23, S. 10 u. 831) die erste Anlage des Hodens und des Eierstocks ganz übereinstimmend gebaut sein und nimmt derselbe auch beim Männchen im Keimepithel entstehende Ureier und zellige Kapseln derselben an, die den Graaf'schen Follikeln entsprechen und erst in der späteren Entwicklung von denselben sich unterscheiden.

Eierstock.

Die innere Entwicklung des Eierstocks ist in den letzten Decennien Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen, ohne dass bis jetzt eine volle Uebereinstimmung der Ansichten zu erzielen war.

Die allererste Entwicklung des *Ovarium* ist vor längerer Zeit von His untersucht worden, und hat dieser Forscher nachzuweisen versucht, dass dasselbe ein unmittelbarer Abkömmling der Urniere sei, von der Ein Drüsenkanal und Ein Gefässknäuel wuchernd zu einem besonderen Organe sich gestalten (l. i. c.). Aus dem Epithel dieses Drüsenkanals glaubte His die Eier und Epithelzellen der Eisäckchen ableiten zu dürfen, doch ist zu bemerken, dass alle spätern Beobachtungen gegen diese Annahmen sprechen, insofern durch dieselben eine Abstammung der Eier von der Oberfläche des fötalen Ovariums her je länger je wahrscheinlicher gemacht worden ist. Diese Beobachtungen führen in erster Linie auf Valentin, Billroth und Pflüger zurück.

Schon vor Jahren (Müller's Arch. 1838, S. 531) nämlich hat Valentin die wichtige Beobachtung mitgetheilt, dass der Eierstock von Embryonen einen röhrigen Bau besitze und angegeben, dass in den an beiden Enden blinden Eierstocksröhren, die im Baue den Samenkanälchen gleichen, die Eisäckchen sich bilden, mit deren Entwicklung dann nach und nach die Röhren verschwinden. Sind diese Angaben auch nicht ganz richtig, so bezeichnen sie doch den ersten Schritt zur Erkenntniss der wirklichen Entwicklung der Eisäckchen und Eier, doch dauerte es lange Zeit, bis auf denselben weiter gebaut wurde, denn wenn man von einer kurzen, aber inhaltsschweren Mittheilung von Billroth absieht, der (Müller's Arch. 1856, S. 149) angibt, dass er bei einem 4 Monate alten menschlichen Fötus die Entwicklung der Graaf'schen Follikel durch Abschnürung von langen cylindrischen Schläuchen beobachtet habe, so ist Pflüger der erste, der diese Frage weiter verfolgte und zum Gegen-

stande einer ausführlichen Untersuchungsreihe machte, die eine vollkommene Bestätigung und wesentliche Erweiterung der Hauptangaben seiner Vorgänger ergab. Den ausgezeichneten Forschungen dieses Autors habe ich mich, nach Beobachtungen über die Eierstöcke von Embryonen von Katzen, Rindern und des Menschen, in den wesentlichsten Puncten angeschlossen (Gewebelehre 5. Aufl., S. 549 flgd.) und stelle ich in Folgendem die wichtigsten Ergebnisse zusammen.

Drüsenstränge des Ovarium.

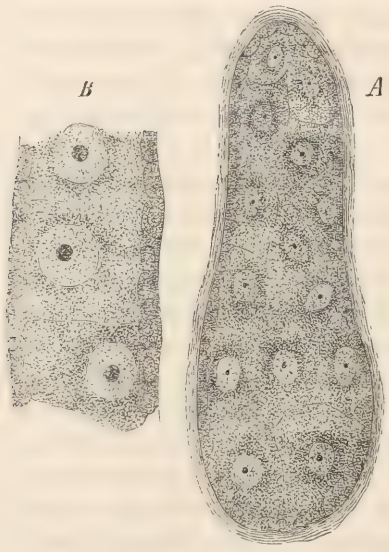


Fig. 588.

Als Ausgangspunct der Drüsenbildungen des Eierstocks erscheinen in embryonalen Ovarien nach Pflüger besondere Stränge, die als die Drüsenstränge des Eierstocks bezeichnet werden können. Diese Stränge bestehen aus einer oberflächlichen Lage kleiner, epitheliumartiger Zellen, den Vorläufern der *Membrana granulosa* der Graaf'schen Follikel, und einer innern zusammenhängenden Masse etwas grösserer Zellen, den Eiern. Bei gewissen Geschöpfen, wie bei der Katze nach Pflüger, besitzen diese Stränge eine besondere, gleichartige Umhüllungsmembran, während beim Menschen und bei Wiederkäuern eine solche fehlt und die fraglichen Gebilde einzig und allein von zarten, platten Ausläufern des bindegewebigen *Stroma* umgeben werden. Nichts desto weniger können dieselben, wenn man will, auch hier Drüsenschläuche heissen, und stellen auf jeden Fall mit ihrer epithelartigen Aussenlage und ihrem zelligen Inhalte die Analoga von solchen dar. Es sind übrigens die fraglichen Drüsenstränge keine für sich bestehenden Gebilde, vielmehr hängen dieselben, wenigstens bei jungen Embryonen die meisten, vielleicht alle, untereinander zusammen und stellen ein besonderes Netzwerk in den Maschen des bindegewebigen *Stroma* des Eierstocks dar.

Fig. 588. Drüsenstränge (Drüsenschläuche) des *Ovarium* eines älteren Katzenembryo. Vergr. 350. *A*. Ein annähernd keulenförmiger Strang, der aus einem einfachen Epithel und einer innern zusammenhängenden Masse von Eiern besteht. *B*. Ein Theil eines cylindrischen Stranges mit einer einfachen Reihe von Eiern. Eine besondere Hülle der Stränge ausser dem *Stroma ovarii* war nicht bestimmt zu erkennen.

Bildung der Graaf'schen Follikel.

Bevor wir auf die erste Entwicklung dieser Drüsenstränge eingehen, die Pflüger nicht in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen hat, verfolgen wir die Umbildungen derselben in die Graaf'schen Follikel oder Eisäckchen weiter. Dieselbe findet sich schon bei Embryonen, beginnt an den tiefsten Theilen der Drüsenstränge und schreitet von da

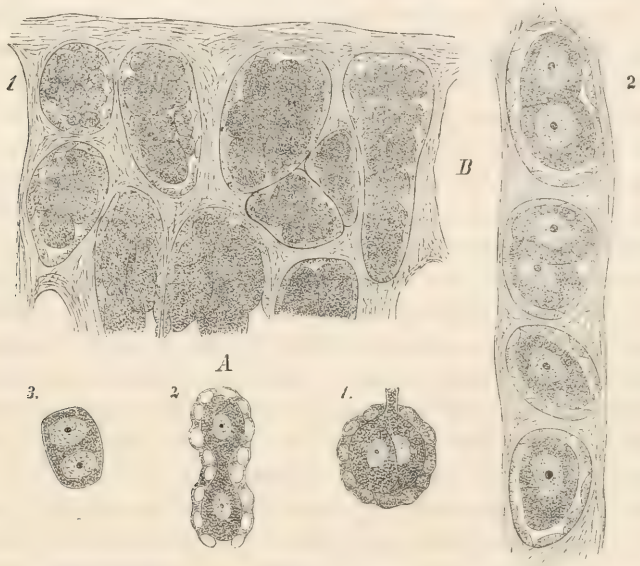


Fig. 589.

langsam nach aussen fort, so dass bald die Eierstöcke, deren Marksubstanz oder *Hilusstroma* (His) mittlerweile auch zunimmt, in der immer noch sehr mächtigen Drüsen-, oder Rindensubstanz eine innere Zone mit gesonderten und in der Sonderung begriffenen Eisäckchen zeigen, während nach aussen noch die ursprünglichen Drüsenstränge sich finden.

Fig. 589. Elemente der Ovarien menschlicher Embryonen. *A*. Von einem 6-monatlichen Embryo. Vergr. 400. 1. Zwei Eier, umgeben von einer Epithellage, von denen das eine einen Fortsatz besitzt, durch den es wahrscheinlich mit einem anderen Ei zusammenhing wie bei 2., wo zwei durch einen Strang von *Protoplasma* vereinigte Eier (Ureier) sammt Epithel dargestellt sind. 3. Ein Urei mit zwei Kernen (Keimbläschen). *B*. Von einem 7 Monate alten Embryo. Vergr. 400. 1. Oberflächliche Lagen des Eierstocks mit grösseren Drüsensträngen, von denen jeder aus einer Epitheliallage und einem Haufen Eier besteht, von denen die der Oberfläche näheren kleiner sind als die tieferen 2. In der Sonderung begriffene Eisäckchen aus den tieferen Lagen der Drüsensubstanz des Organes. Man sieht zwei ganz gesonderte Säckchen und zwei Säckchen (Drüsenstränge), von denen jedes noch zwei Eier enthält.

Die Vorgänge, die die Sonderung bewirken, sind zweierlei, die immer Hand in Hand gehen, nämlich einmal Wucherungen des bindegewebigen *Stroma* der Drüsensubstanz und zweitens ähnliche Erscheinungen an dem Epithel der Drüsenstränge. So entstehen Scheidewände, welche nach und nach die Drüsenstränge durchsetzen und dieselben in kleinere Abschnitte zerfällen, die häufig noch mehrere, zwei, drei, vier und noch mehr Eier, oft aber auch nur Ein Ei enthalten und ebenso gebaut sind, wie die grösseren Drüsenstränge, d. h. ebenfalls oberflächlich ein Epithel enthalten. Indem nun diese Scheidewandbildungen sich wiederholen, zerfallen endlich die Stränge ganz und gar in einzelne kleinste Abschnitte, von denen jeder ein Ei und eine Lage von Epithelzellen um dasselbe herum enthält und in einem besonderen geschlossenen Fache des *Stroma* liegt, womit dann die ersten Anlagen der Eisäckchen gegeben sind (Fig. 589).

Dieses Zerfallen der Drüsenstränge schreitet übrigens nicht allzu rasch vor sich, und erhält sich lange zu äusserst unter der mittlerweile auch an Dicke zunehmenden Hülle des Organes eine bald dünnere, bald dickere Lage von Drüsensträngen, wie diess noch an den Eierstöcken neugeborener und junger Geschöpfe zu sehen ist. Wie lange diese letzte Lage embryonalen Gewebes besteht und welches ihre späteren Schicksale sind, ist noch nicht genügend erforscht.

Eben gebildete Eisäckchen liegen ohne Ausnahme ganz dicht beisammen, nur durch dünne *Septa* des *Stroma* von einander getrennt, so dass solche Stellen den Eindruck eines gross- und dichtzelligen Knorpels machen. Nach und nach wuchert aber das *Stroma*, das aus rundlichen und spindelförmigen Bindesubstanzzellen und etwas Zwischensubstanz besteht, mehr und rücken so die Eisäckchen auseinander. Zugleich tritt auch ein Theil des *Stroma* in nähere Beziehung zu den Eisäckchen und gestaltet sich zu der Faserhaut dieser Organe. Die weiteren Vorgänge, die schon in der embryonalen Zeit beginnen, vor allem aber in der späteren Zeit sich ausbilden, sind im Ganzen leicht zu verfolgen und gestalten sich folgendermassen. Das Epithel der Eisäckchen, wie wir sahen, ein Abkömmling des Epithels der Drüsenstränge, das mit dem *Stroma* wuchernd um die einzelnen Eier sich herum bildete, ist bei eben gebildeten Follikeln eine dünne, aus einer einzigen Schicht platter und häufig unscheinbarer Zellen gebildete Lage, welche jedoch nicht lange in diesem Zustande verharrt, sondern bald an Dicke zunimmt und zu einem deutlichen Pflasterepithel sich gestaltet, welches bei menschlichen Embryonen schon an Follikeln von 19—20 μ zu sehen ist. In weiterer Entwicklung wird das immer noch einschichtige Epithel cylindrisch und beginnt dann, während zugleich die Faserhaut des Follikels und das Ei

mitwachsen, so zu wuchern, dass eine längere Zeit hindurch die der Oberfläche des *Ovarium* zugewendete Seite desselben der andern voran ist. So bilden sich durch Vermehrung der Epithelzellen erst zwei und dann drei Zellenlagen und noch mehr, worauf dann die Bildung der Höhlung des Follikels sich einleitet. Dieselbe kommt, wie so viele Lücken der embryonalen Zeit, durch eine Spaltbildung im Epithel selbst zu Stande, und zwar ist es, wie es scheint, meist die der Oberfläche des *Ovarium* nähere Wand des Epithels, in der eine Lücke auftritt. Die tiefste Lage des Epithels bleibt an der Stelle, wo die Lücke sich bildet, auf dem Ei liegen, und so kommt es, da die Spaltbildung selbst nicht ringsherum geht, schliesslich zu dem bekannten Verhalten, nämlich der Lagerung des Eies innerhalb eines in die Höhle des Follikels vorspringenden epithelialen Wulstes, des Eihügels. Das Weitere, die Zunahme der Höhlung und des *Liquor Graafianus*, ist leicht verständlich und bemerke ich nur noch, dass bei kleineren Follikeln mit Höhlung das Epithel relativ dicker ist, als bei ausgebildeten Säckchen.

Ureier.

Die jüngsten Eier, die mir bei 3monatlichen menschlichen Embryonen und jungen Embryonen von Kälbern und Schweinen zu Gesicht kamen, waren einfach Protoblasten und entbehrten einer äussern Hülle. Wie Pflüger glaube auch ich eine Vermehrung dieser »Ureier« (Pflüger) durch Theilung annehmen zu müssen, und erschliesse ich eine solche aus dem nicht seltenen Vorkommen von zwei Kernen in denselben (Fig. 589 *A* 3) und der häufigen innigen Verbindung mehrerer (Fig. 589 *A* 1. 2), ja selbst ganzer Haufen solcher Eier. Eine bestimmt ausgeprägte Membran habe ich überhaupt vor der Sonderung der Drüsenstränge in Eisäckchen an den Eiern nicht gesehen, während Pflüger eine solche schon früher annimmt. Sind die Eisäckchen gebildet, so nehmen die Eier nach und nach eine schärfere Begrenzung an und ist es bald nicht mehr zweifelhaft, dass eine dünne *Zona pellucida* sie umgibt. Anfangs nun ist die *Zona* nur durch eine einfache Linie bezeichnet. Bald aber treten mit dem Grösserwerden des Follikels zwei Contouren an derselben auf, und habe ich beim Kaninchen gesehen, dass die Gegend der *Zona* zuerst sich verdickt, wo das Epithel des Follikels dicker ist, welcher Umstand dafür zu sprechen scheint, dass die Eihülle unter Mitwirkung des Epithels des Follikels sich verdickt.

Hüllen der Follikel und des Ovarium.

Die Faserhaut der Eisäckchen endlich ist ein Abkömmling des *Stroma ovarii* und tritt erst längere Zeit nach der Sonderung des Follikels als eine besondere Bildung auf, d. h. nachdem die Follikel eine gewisse Grösse erreicht haben. In weiterer Entwicklung wird dieselbe mehrschichtig und gestalten sich dann ihre äusseren Lagen zu einem mehr faserigen Gewebe, indem deren Zellen alle gestreckt spindelförmig wer-

den, während die Elemente der inneren Theile mehr rundlich sich erhalten. Beim Menschen wird diese Hülle durch eine dünne, gleichartige Schicht von dem Epithel geschieden, die ich bei Thieren noch nicht mit Bestimmtheit zu erkennen im Stande war. Embryonale Eierstöcke sind sehr gefässreich und sah ich die Gefässe bis dicht an die dünne Hülle sich erstrecken. Mit der Dickenzunahme dieser rücken jedoch die Gefässe etwas in die Tiefe. Die Hülle des Organes ist ursprünglich ein ganz dünnes Gebilde, das nichts anderes ist als die äusserste Schicht des *Stroma*. Später wird diese Lage mehrschichtig, doch ist zu keiner Zeit eine Abgrenzung an derselben zu finden, welche zur Aufstellung einer *Albuginea* und eines besonderen serösen Ueberzuges berechtigen könnte. Das Verhalten ist mithin beim Eierstocke wie beim Hoden, der Leber und der Milz vieler Thiere, nur dass bei ihm die Faserhaut viel inniger mit dem Drüsengewebe zusammenhängt und nicht von ihm zu trennen ist.

Erste Entwicklung der Eier und Follikel.

Wir kommen nun zur Betrachtung der ersten Entwicklung der Eier enthaltenden Drüsenschläuche von Pflüger oder meiner Drüsenstränge, über welche wichtige Frage die Untersuchungen von Waldeyer zuerst ein helles Licht verbreiteten, nachdem allerdings bereits Bornhaupt und Pflüger das Richtige vermuthet hatten. Das Hauptresultat derselben ist, dass sowohl die Eier als die Follikelepithelzellen direct vom Keimepithel des *Ovarium* abstammen. Hierbei zeigen sich jedoch bei verschiedenen Geschöpfen mancherlei Schwankungen. Manchmal enthält schon das unveränderte Epithel grössere Zellen, die als Eizellen oder Ureier zu deuten sind (Waldeyer Fig. 13) oder es bilden sich dieselben erst in soliden Wucherungen des Keimepithels nach innen, welche wie Drüsenanlagen gebaut sind, indem in dem Innern desselben eine oder mehrere Zellen zu Eiern werden, während der Rest zu Follikelepithel sich umwandelt.

Diesen Angaben Waldeyer's, welche durch die Beobachtungen von Semper, H. Ludwig, Spengel, M. Braun, Götte, Schultz, Egli u. A. an Wirbelthieren aller Abtheilungen bestätigt worden sind, habe auch ich für die Säugethiere mich angeschlossen, insofern dieselben auf die Bildung der Eier sich beziehen. Was dagegen die Entwicklung des Epithels der Graaf'schen Follikel anlangt, so ergeben neue Untersuchungen, die ich in erster Linie an den Eierstöcken neugeborener und einige Tage alter Hündinnen anstellte, dass die *Membrana granulosa* oder das Epithel der Eisäckchen eine andere Herkunft hat als die Eier.

Die Eierstöcke 1—2 Tage alter Hündinnen zeigen zwei sehr verschiedene Bestandtheile. Ringsum in der Rindenzone liegen dichte grosse Haufen von Ureiern (Pflüger) in länglichen, ovalen und rundlichen

Nestern, einfach umhüllt vom *Stroma ovarii*, Ei an Ei, ohne irgend welche anderen Bestandtheile zwischen denselben. Im Innern des Eierstocks dagegen zeigen sich eine grosse Anzahl meist leicht geschlängelter, hie und da sich theilender Zellenstränge vom mittleren Durchmesser von 20—30 μ und aus rundlichen Zellen zusammengesetzt ohne Lumen, welche allerwärts von der Gegend des *Mesoarium* gegen die Rinde verlaufen. Ausser diesen »Marksträngen« enthält aber das Innere ziemlich in der Mitte, aber dem *Mesoarium* näher als der Oberfläche, einen Haufen

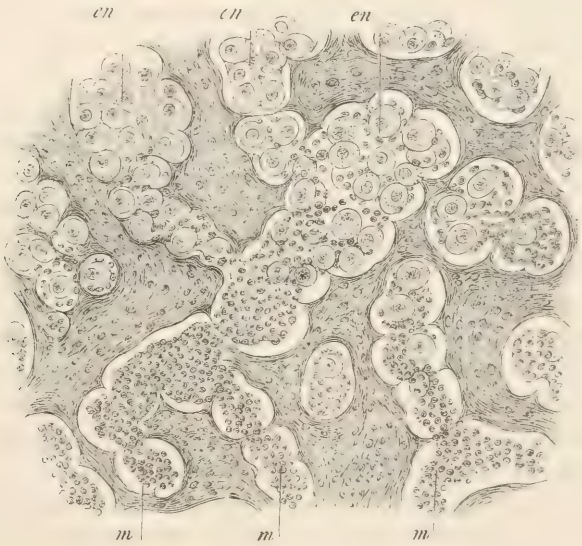


Fig. 590.

wirklicher, mit *Lumina* versehener Kanäle mit mehr cylindrischem Epithel, von denen an manchen Schnitten sicher nachweisbar ist, dass sie mit den Marksträngen zusammenhängen, welche wie Sprossen dieser Kanäle erscheinen.

Was sind nun diese Kanäle und Zellenstränge der Marksubstanz der Ovarien? Dieselben finden sich bis jetzt nur bei Waldeyer und Romiti kurz besprochen. Waldeyer erwähnt in seiner Schrift »Eierstock und Ei« auf S. 15 u. 141 und Fig. 61 u. 62 sowie in dem Artikel Eierstock und Nebeneierstock in Stricker's Sammelwerk auf S. 545 und 573 und Fig. 191, Stränge und Schläuche aus dem Innern des *Ovarium* des Hundes, der Katze und des Kalbes, welche er als Reste des Wolff'schen Körpers

Fig. 590. Aus dem *Ovarium* eines jungen Hundes. Vergr. 200. *m* Markstränge; *en* Nester von Ureiern.

(Nebeneierstock, Epoophoron) und als Homologa der Samenkanälchen deutet, da er, wie wir oben sahen, der Ansicht ist, dass diese letzteren als Sprossen der Wolff'schen Kanäle entstehen. Dem Nebeneierstocke zählt auch Romiti, ein Schüler Waldeyer's, diese Schläuche zu, der ihrer in einer Arbeit über den Eierstock und den Wolff'schen Gang in M. Schultze's Archiv Bd. X, S. 202 kurz gedenkt. Auch Egli erwähnt neuerdings diese Kanäle aus dem *Ovarium* eines 22 Wochen alten menschlichen Embryo, ohne sie zu deuten (S. 55).

Ich selbst bin in dieser Beziehung theilweise zu anderen Anschauungen gekommen. Als ich die fraglichen Zellenstränge gegen die Rinde des Eierstockes zu verfolgte (Fig. 590), überzeugte ich mich auf das Bestimmteste, dass dieselben mit den Nestern der Ureier der Rinde, den Eischläuchen Pflüger's, zusammenhängen, und an diesen Stellen bildeten auch die Zellen der Markstränge Umhüllungen um eine bald grössere, bald geringere Zahl von Ureiern, in der Art, dass diese Zellenhülle (*Membrana granulosa*) bei den tiefsten Eiern, die wie in einfacher Reihe in den Marksträngen sassen, vollständiger ausgebildet, wenn auch noch nicht abgeschnürt war, bei den äusseren Eiern dagegen immer unvollständiger wurde, bis endlich auch die letzten kleinen Zellen zwischen den Ureiern verschwanden. In der Regel stiess an ein länglich rundes Nest von Ureiern unten ein anfangs breiterer, dann schmäler werdender Strang mit Eiern und sie umgebenden kleinen Zellen an, der dann zuletzt in einen keine Eier mehr enthaltenden Markstrang überging. Denkt man sich einen Zellenstrang, wie in der Fig. 62 von Waldeyer (Eierstock und Ei), mit einer langen Reihe von Primordialeiern und Epithelzellen, von der Gestalt, die Waldeyer in seinem Holzschnitte 198 bei d in Stricker's Handbuch darstellt, verbunden und diese Kette unten angesetzt an die Pflüger'schen Figuren 1, 2 und 5 auf Taf. IV, so wird man sich ohne weitere ausführliche Schilderung eine richtige Vorstellung von dem machen können, was ich meine. Offenbar war Pflüger der Entdeckung des von mir nun Gesehenen sehr nahe, denn auch er fand, dass die Epithelzellen in den Eischläuchen vom Grunde derselben aus nach oben um die Ureier herumwuchern und entging ihm wahrscheinlich die Verbindung der Nester der Eizellen mit den Marksträngen nur deshalb, weil die letzteren oft stark geschlängelt sind und häufig nicht in denselben Ebenen liegen wie die Eischläuche.

Die gemachte Wahrnehmung von der Verbindung der Markstränge mit den Eischläuchen oder Nestern von Ureiern und von dem allmäligen Auftreten der *Membrana granulosa* im Grunde der Eischläuche deute ich dahin, dass die Zellen der *Membrana granulosa* von den Marksträngen geliefert werden und dass diese Stränge durch fortgesetzte Vermehrung

ihrer Elemente schliesslich bis zu den oberflächlichsten Eizellen sich vorschieben und diese mit Zellen umgeben. Sonach hätten Ei und *Membrana granulosa* eine verschiedene Keimstätte.

Welche Bedeutung haben nun aber die Markstränge? Würden dieselben nicht am *Hilus ovarii* mit Kanälen zusammenhängen, denen ein deutliches Lumen zukommt, so könnte man daran denken, auch sie auf das Epithel der Ovarien zu beziehen und als tiefste Theile der eibildenden Epithelialsprossen anzusehen, so aber ist dies kaum möglich und bleibt nichts anderes übrig, als die Schläuche und Zellenstränge in der Marksubstanz junger Ovarien von dem Wolff'schen Körper abzuleiten, wie dies auch Waldeyer und Romiti gethan haben, deren Deutung sicherlich ganz unbefangen erscheinen wird, da ihnen die Beziehungen dieser Gebilde zu den Eischläuchen unbekannt geblieben waren.

Zur vollen Feststellung dieser Deutung war es nöthig, auf die erste Entwicklung der Ovarien zurückzugehen, eine Untersuchung, an die ich, wie ich im Hinblicke auf Bemerkungen Semper's (l. i. c. S. 473) hervorhebe, in neuerer und neuester Zeit viel Zeit und Mühe gewendet habe. Nach meinen Erfahrungen zeigen die Eierstöcke von Säugethierembryonen (Hund, Katze, Rind, Schwein, Schaf, Kaninchen) schon sehr früh zwei verschiedene Substanzen, eine Rindenzone mit Cylinderepithel und Epithelialsprossen in das Innere hinein in verschiedenen Graden der Entwicklung und eine Marksubstanz mit verästelten und anastomosirenden soliden Zellensträngen, welche allem Anscheine nach an gewissen Stellen mit den Epithelialsprossen verbunden sind. Diese Zellenstränge begrenzen sich an den meisten Schnitten eines *Ovarium* scharf gegen den *Hilus* zu und gehen nicht in das schon früh deutliche *Mesoarium* hinein, doch findet man in gewissen Fällen auch Schnitte, in denen Verlängerungen derselben aufs deutlichste in das *Mesoarium* bis dicht an den Wolff'schen Körper vordringen und in Einem Falle, aber bisher auch nur in diesem Einen Falle, glaube ich bei dem Embryo einer Katze eine Verbindung eines Zellenstranges mit dem Epithel eines Wolff'schen Kanales gesehen zu haben.

Ist es nun auch sehr schwer, eine Verbindung der Markstränge des embryonalen *Ovariums* mit dem Wolff'schen Körper nachzuweisen, so macht es dagegen keine Schwierigkeit, im Eierstocke älterer Embryonen und junger Geschöpfe, bei Säugern und beim Menschen, die obenerwähnten Schläuche und zum Theil auch ihre Verbindung mit Zellensträngen zu sehen und scheint mir auch diese Thatsache schwer ins Gewicht zu fallen, da eine andere Ableitung der fraglichen Schläuche als von der Urniere nicht möglich ist.

Weitere Untersuchungen werden nun zu zeigen haben, erstens ob

wirklich solche Einwucherungen vom Wolff'schen Körper aus in das *Stroma ovarii* bei Säugern gesetzmässig und weiter verbreitet vorkommen und zweitens ob, wenn dem so ist, die eingewucherten Stränge, ebenso wie beim Hunde, die *Membrana granulosa* der Follikel bilden. Im Uebrigen kann ich nicht unterlassen zu bemerken, dass der Umstand, dass bisher bei keinem niedern Wirbelthiere eine Bildung des Follikelepithels aus dem Wolff'schen Körper beobachtet worden ist, noch nicht beweist, dass dem bei den Säugethieren nicht so sein könne. Je mehr unsere Erfahrungen in diesem schwierigen Gebiete zunehmen, um so mehr zeigt sich, dass wir noch lange nicht am Abschlusse sind und haben gerade mit Bezug auf den hier berührten Punct die neuesten, oben angeführten Untersuchungen M. Braun's über den Eierstock der Reptilien ganz Unerwartetes ergeben, indem dieser Forscher, obschon er die Follikelepithelien vom Peritonealepithel ableitet, doch in früheren Zeiten ein Einwachsen von Epithelsträngen aus der Wolff'schen Drüse in den Eierstock, ja selbst eine Verbindung derselben mit den Ureiern beschreibt! Diesen primitiven Zustand des Reptilieneierstockes erachte ich auch beim Säugethiereierstocke als vorhanden, nur dass er hier weiter sich entwickelt und zu einer andern Bildung der Eifollikel führt, als bei den niederen Wirbelthieren. Diese Abweichung ist übrigens nicht so gross, als es auf den ersten Blick erscheint, und lässt sich — da ja auch die Urnierenkanälchen Abkömmlinge des Bauchfellepithels sind — in beiden Fällen das Follikelepithel auf die embryonalen Mittelplatten zurückführen.

Eierstöcke menschlicher Embryonen.

Ich füge nun noch einige Angaben über die Eierstöcke von menschlichen Embryonen bei. Im 3. Monate mass der im Querschnitte herzförmige Eierstock 1,32 mm, zeigte einen kleinen Kern von *Hilusstroma a'* und bestand in seiner Hauptmasse aus Rindensubstanz, die in einem zarten Bindegewebsstroma zusammenhängende Stränge und Nester rundlicher Zellen von 30—35 μ Dicke enthielt (Fig. 591). Abgesehen von den oberflächlichsten Theilen, zeigten diese Stränge im Innern schon grössere Zellen, die Eier (Ureier), von 11—14 μ Grösse mit Keimbläschen von 9—11 μ und Keimfleck von 2 μ, umgeben von kleineren Zellen, den Vorläufern der *Membrana granulosa*, von 4,7—5,8 μ. — Im 5. Monate war der Eierstock 1,6 mm dick und 2,4 mm hoch und zeigte immer noch wenig *Hilusstroma*. Von den Drüsensträngen massen die runden 110—120 μ, die länglichrunden bis zu 150 μ in der Länge und 62 μ in der Breite, die strangförmigen bis zu 50 μ in der Breite, und fanden sich dieselben noch in allen Tiefen der Drüsenzone (der späteren Rindensubstanz), doch war in den tiefsten Lagen derselben auch schon eine gewisse geringere Zahl von Eisäckchen abgeschnürt, deren Grösse 20 μ nicht überstieg. Die Eier in den Drüsensträngen massen 15—23 μ und die Epithelzellen der Stränge 11 μ.

Im 6. Monate zeigte sich zum ersten Male eine neue Gestaltung des

Ovarium (s. auch His l. c. Taf. IX, Fig. 1, welche Abbildung ebenfalls einen 6monatlichen Eierstock, aber auf einer etwas vorgerückteren Stufe darstellt), indem die Drüsenzone nun deutlich in zwei Lagen zerfiel, von denen die innere ganz gesonderte und in Sonderung begriffene Eisäckchen, die äussere Drüsenstränge enthielt. Der im Querschnitte nierenförmige Eierstock mass 3 mm in der Höhe, 3 – 3,3 mm in der Dicke, die Zone mit Drüsensträngen betrug 0,3—0,4 mm, die mit Eisäckchen 0,4—0,5 mm. Von den Drüsensträngen massen die runden 40—117 μ, die länglichen 120 — 200 μ in der Länge, 40—78 μ in der Breite und die Eier in denselben 7 — 12 — 14 μ. Die Eisäckchen endlich betrugen 19—30 μ. Im 7. Monate war das *Ovarium* bedeutend länger und in der Richtung vom *Hilus* nach dem früheren freien Rande, von dem nichts mehr zu sehen war, sehr abgeplattet (Höhe 1 mm, Dicke 3,75 mm). Die Zone mit gebildeten und in Bildung begriffenen Eisäckchen hatte sich sehr ausgebreitet und betrug nun schon den grössten Theil der Drüsensubstanz, und hatte die Lage mit Drüsensträngen an der Oberfläche nur noch die Dicke von 0,1—0,14 mm.

Die Drüsenstränge (Fig. 589 *A*) waren meist rundlich und massen von 55—82 μ und die Eier in densel-

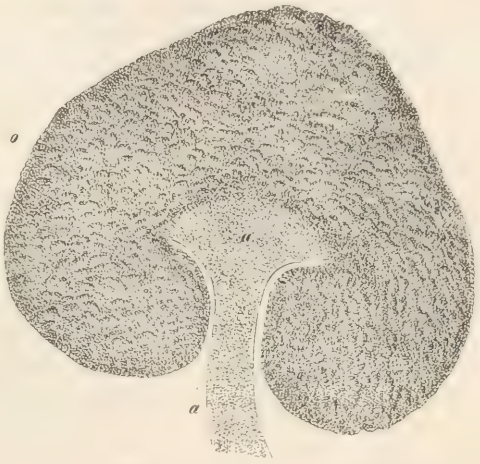


Fig. 591.

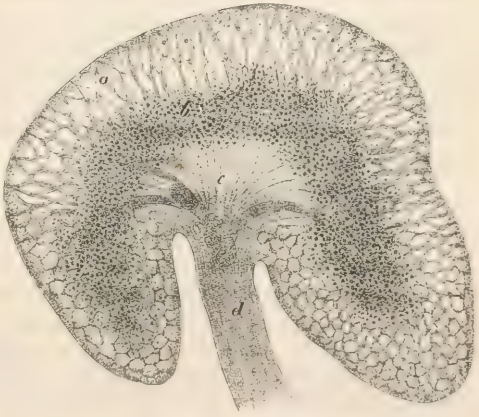


Fig. 592.

Fig. 591. Querschnitt des Eierstocks eines 3monatlichen menschlichen Embryo. Vergr. 43. *a Mesoarium*; *a' Hilusstroma* (Marksubstanz); *b* Drüsensubstanz (Rinde).

Fig. 592. Querschnitt des *Ovarium* eines 6monatlichen menschlichen Embryo. *a* Aeussere Lage der Drüsensubstanz mit ausgepinselten Drüsensträngen; *b* innere Lage derselben mit gesonderten und in der Sonderung begriffenen Eisäckchen; *c Hilusstroma* (Mark); *d Mesoarium*, nahe am breiten Mutterbande abgeschnitten. Vergr. 16.

ben 14—23 μ, doch fanden sich auch kleinere Bildungen, die für Eier zu halten waren, von 7—10 μ. In den inneren Lagen massen die gesonderten Follikel 28—110 μ, ihr Epithel, wo es am ausgebildetsten war, 4,7 μ in der Dicke, die Eier in den Follikeln 16—25 μ, die Keimbläschen 11—14 μ.

Alle diese Beobachtungen über menschliche embryonale Ovarien wurden in der Zeit vor Waldeyer angestellt und enthalten dieselben aus diesem Grunde keine Angaben über die erste Entwicklung der Eier.

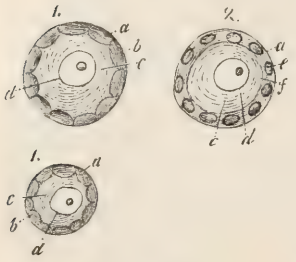


Fig. 593.

Ausser diesen embryonalen Ovarien habe ich dann noch Eierstöcke von Neugebornen und Kindern aus dem ersten Jahre, unter andern auch dieselben Eierstöcke, an denen Langhans seine Beobachtungen angestellt hat, untersucht, und hat sich bei allen diesen übereinstimmend gezeigt, dass in dieser Zeit die Zone der Drüsenstränge bis auf einen kleinen oberflächlichen Rest ganz geschwunden ist. Die Drüsenstränge sind nach meinen bisherigen Erfahrungen, die mit denen von Spiegelberg und Langhans stimmen, in dieser Zeit anders gebildet als bei Embryonen und enthalten in der Regel keine Eier, bestehen vielmehr ganz und gar aus epithelartigen kleinen Zellen, die keinen Hohlraum umgeben und auch keine andere Umhüllung als das *Stroma* des Organes zu haben scheinen. Wie Langhans ganz richtig meldet, sind diese Stränge, deren Breite 9—30—40 μ beträgt, meist cylindrisch und netzförmig verbunden, doch kommen auch knotige, kugelige Stellen an denselben vor, die bis 50 und 60 μ messen; auch sieht man welche ohne Verbindung mit andern, und enthält in solchen Fällen das eine verbreiterte Ende des Stranges ein verschieden entwickeltes Ei (siehe meine Gewebelehre 5. Aufl. § 197, Fig. 400).

Eisäckchen finden sich in dieser Zeit in allen Theilen der Drüsensubstanz (Rinde) des Eierstocks, auch zwischen den Drüsensträngen. Die kleinsten von 42—45 μ liegen nur 30—45 μ von der Oberfläche des Eierstocks entfernt und bilden eine mächtige Zone, die weit ins Innere reicht, doch werden nach innen die Follikel nach und nach etwas grösser und spärlicher. Alle diese Follikel haben eine einschichtige, ringsherum gehende *Membrana granulosa*, ein Ei, das die Höhle ganz erfüllt, mit einem Keimbläschen von 15—20 μ (Fig. 593). Ausserdem finden sich in der Tiefe auf jedem Querschnitte 3—5 grössere Follikel bis zu 100 und 150 μ, an denen noch keine Höhlung sichtbar ist. An diesen misst die Faserhaut 5 μ, das einschichtige Epithel mit kurz cylindrischen Zellen 10 μ. Das Ei hat eine deutliche Begrenzungshaut, die jedoch noch einfach contourirt ist, und erfüllt die Höhle des Follikels ganz. Das Keimbläschen misst 24 μ.

Fig. 593. Drei Graaf'sche Follikel aus dem Eierstocke eines neugeborenen Mädchens, 350mal vergr. 1. ohne, 2. mit Essigsäure. *a* Structurlose Haut der Follikel; *b* Epithel (*Membrana granulosa*); *c* Dotter; *d* Keimbläschen mit Fleck; *e* Kerne der Epithelzellen; *f* Dotterhaut, sehr zart.

Auch einige wenige grössere Follikel finden sich schon um diese Zeit. Bei einem Follikel von 0,24 mm war die Höhlung schon gut entwickelt, doch war am *Cumulus ovigerus*, so wie es Schrön schildert, das 63 μ grosse *Ovulum*, dessen *Zona pellucida* 1,5 μ mass, zur Hälfte nicht von Zellen bedeckt. Ob diess Zufall oder Regel war, weiss ich nicht, bei Thieren habe ich jedoch die Höhle des Follikels, ebenso wie Henle, als eine spaltenförmige Lücke im Epithel selbst auftreten sehen. Die *Membrana granulosa* war mehrschichtig und 21 μ dick und die Faserhaut, deren innerste Lage in einer Dicke von 4,5 μ gleichartig erschien, betrug 20 μ. Die grössten Follikel, die ich unter dem 4. Monate des 1. Lebensjahres sah, massen 1—1,1 mm, enthielten Eier von 0,30—0,32 mm mit einer *Zona* von 4 μ, und waren letztere somit, wenigstens was die Grösse anlangt, ganz entwickelt. Einzelne grössere, von blossem Auge sichtbare Follikel, wie die zuletzt beschriebenen, finden sich übrigens hie und da auch in den Eierstöcken von Embryonen in den letzten Monaten der Schwangerschaft.

Noch bemerke ich, dass ein Autor der letzten Jahre, Foulis, zwar die Eier wie Waldeyer ableitet und dieselben auch beim Menschen im Keimepithel drin gesehen hat (Pl. XXVIII, XXIX), das Epithel der Graaf'schen Follikel dagegen aus der Bindesubstanz des *Stroma ovarii* entstehen lässt.

§ 63.

Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen. Aeussere Geschlechtsorgane.

Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen.

Müller'scher Gang oder Geschlechtsgang.

Wir kommen nun zur Schilderung der Entwicklung der Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen und haben hier vor Allem von einem Kanale zu handeln, der einige Zeit nach der Entstehung der Urniere in der ganzen Länge neben dem Wolff'schen Gange entsteht und gewöhnlich der Müller'sche Gang heisst. Dieser Kanal liegt, wenn vollkommen ausgebildet, erst an der lateralen und dann an der vorderen Seite des Wolff'schen Ganges vor der Primordialniere und erstreckt sich wie dieser bis ans obere Ende der Drüse (Fig. 587, *m'*). Am unteren Ende der Primordialniere wenden sich die Müller'schen oder Geschlechtsgänge, wie dieselben auch heissen können, an die mediale und dann an die hintere Seite der Wolff'schen Gänge, kommen hierbei nebeneinander zu liegen und münden dicht beisammen unterhalb der Harnblase in den *Sinus urogenitalis* ein. Die Entwicklung dieser Müller'schen Gänge, die, wenn sie ganz ausgebildet sind, wie die Wolff'schen Gänge in der Peritonealhülle der Wolff'schen Körper drin liegen, ohne eine abgegrenzte Faserhaut erkennen zu lassen, und von einem cylindrischen, einschichtigen Epithel ausgekleidet sind, ist eine sehr eigenthümliche und verdanken wir die ersten genauen Angaben

über die Gänge des Hühnchens der ausgezeichneten Arbeit von Bornhaupt. Nach diesem Autor entsteht der Müller'sche Gang am 6. Tage dadurch, dass das Peritonealepithel am vorderen Ende des Wolff'schen Körpers eine trichterförmige Einstülpung bildet, welche mit ihrer Spitze in einer oberflächlichen Falte des Wolff'schen Körpers, der Tubenfalte (Braun), gelegen längs des Wolff'schen Ganges nach dem Becken zu wuchert und endlich am 8. Tage in die Cloake sich öffnet. An der Mün-

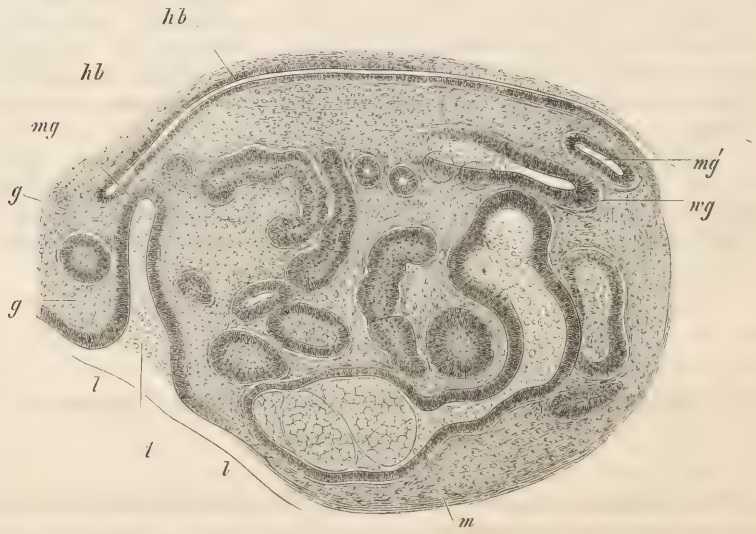


Fig. 594.

dung des Müller'schen Ganges in die Bauchhöhle ist das Peritonealepithel verdickt und eine ähnliche Verdickung zeigt sich auf der ganzen Leiste, in welcher der Müller'sche Gang liegt, doch lässt sich keine Beziehung dieser Verdickung zur Bildung des Ganges nachweisen, obschon dieselbe schwindet, nachdem der Gang ausgebildet ist. — Diese Beobachtungen Bornhaupt's sind von Gasser und Sernoff für das Hühnchen und von M. Braun für die Reptilien bestätigt worden, und dürfen somit wohl die unmittelbar auf Bornhaupt folgenden Angaben Waldeyer's, denen zufolge der Müller'sche Gang aus einer fortlaufenden Rinne entsteht, als nicht

Fig. 594. Querschnitt durch das oberste Ende des Wolff'schen Körpers eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 140. *wg* Wolff'scher Gang; *m* Verbindung eines Urnierenganges mit einem Malpighi'schen Körperchen; *t* Eingang des Müller'schen Ganges *mg* oder Tubamündung; *gg* Gekröse der Urniere mit einem Drüsenkanal; *ll* Lebergrenze; *hb* hintere Bauchwand; *mg'* lateraler Theil des Müller'schen Ganges.

vollkommen zutreffend erachtet werden, obschon die nicht seltenen mehrfachen Tubenmündungen beim Menschen zu Gunsten von Waldeyer's Aufstellung zu sprechen scheinen.

Die Müller'schen Gänge der Säuger waren bisher gar nicht auf ihre Entwicklung untersucht, nun hat aber Th. Egli in seiner oft erwähnten vortrefflichen Dissertation diese Lücke beim Kaninchen ausgefüllt und kann auch ich nach eigenen Erfahrungen die Angaben dieses Beobachters in allem Wesentlichen unterstützen. Abweichend von Egli, der das erste Erscheinen der Tube auf den 14. Tag verlegt, finde ich bereits am 12. und 13. Tage die ersten Andeutungen derselben in Gestalt einer trichterförmigen Einstülpung des Peritonealepithels an der medialen Seite des obersten Endes des Wolff'schen Körpers, über deren Lage die Fig. 594 von einem Embryo von 14 Tagen die beste Aufklärung gibt. Hier stellt *gg* das Gekröse der Urniere dicht am Zwerchfellbande derselben dar, in welchem der Querschnitt eines Drüsenganges der Urniere sichtbar wird. An der ventralen Seite dieses Gekröses dringt die 45 μ breite trichterförmige Mündung des Müller'schen Ganges ein und geht dorsalwärts in einen leicht lateralwärts gebogenen Gang über, der nach einem Verlaufe von 0,13 mm blind zu enden scheint. Eine genauere Verfolgung desselben in den benachbarten Schnitten zeigt jedoch, dass dem keineswegs so ist, dass vielmehr der Müller'sche Gang *mg* an der dorsalen Seite der Urniere lateralwärts weiter verläuft, wo er dann in der Fig. 594 bei *mg'* mit einem Durchmesser von 23 μ an der lateralen Seite des Wolff'schen Körpers und des 37 μ breiten Wolff'schen Ganges *wg* wieder auftaucht, um nach kurzem Verlaufe blind zu enden. Bei jüngeren Embryonen finde ich nun von diesem lateralen Theile des Müller'schen Ganges nichts, vielmehr besteht derselbe anfangs einfach aus der trichterförmigen Einstülpung, welche die Fig. 594 zeigt, und die auch bei jüngeren Embryonen, wie ich abweichend von Egli finde, dieselbe Lage besitzt.

Am 16. Tage beobachtete ich bei einem Embryo von 1,7 cm Länge die in den Figg. 595 und 596 wiedergegebenen Verhältnisse, die genau mit Egli's Beschreibung stimmen (S. 45). Fig. 595 zeigt bei geringer Vergrösserung einen Querschnitt aus den tieferen Theilen des Wolff'schen Körpers, welcher den Wolff'schen Gang *w* in ansehnlicher Länge getroffen hat, und an der lateralen Seite desselben den Müller'schen Gang *m* mit einem blinden Ende. In Fig. 596 ist die Gegend dieses Endes stärker vergrössert dargestellt, wobei sich folgendes bemerkenswerthe Verhalten herausstellt. Der Müller'sche Gang endet mit einem soliden kolbenförmigen Zapfen von 34 μ Breite, von dem an dem Präparate die benachbarten Theile so sich zurückgezogen hatten.

dass wie ein grösserer Hohlraum um den Gang entstanden war. Rechnet man nun auch diese künstliche Lücke ab, so ergibt sich doch, dass der Wolff'sche Gang von dem Müller'schen Gange bei dem Abwärtswachsen des letzteren wie eingedrückt und vom Bauchfellepithel abgehoben wird. An dem vorliegenden Objecte waren übrigens auch die Verhältnisse des Epithels des Wolff'schen Ganges sehr eigenthümliche und namentlich die verschiedene Dicke der lateralen Wand desselben, die zwischen

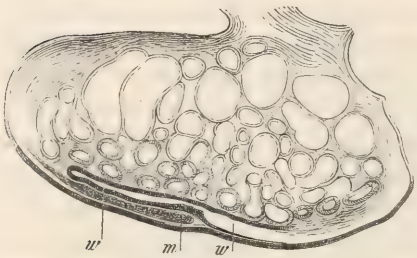


Fig. 595.

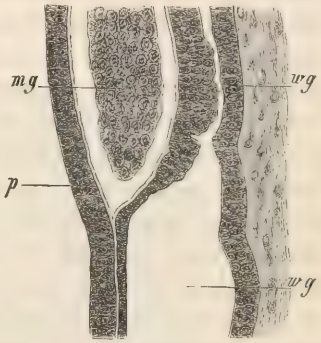


Fig. 596.

3,8—4,0 μ und 18 μ schwankte, auffallend. Das Peritonealepithel mass 11—15 μ auf dem Müller'schen Gange und zeigte somit keine gerade absonderliche Stärke (siehe auch Egli S. 46).

An keinem Embryo des 14—16. Tages war es mir möglich, irgend etwas zu sehen, was auf eine Fortbildung des Müller'schen Ganges durch Einstülpungen des Bauchfellepithels des Wolff'schen Körpers hätte bezogen werden können und schliesse ich mich somit und angesichts der so bestimmt wahrgenommenen blinden und soliden Endigung des Ganges ganz entschieden an Bornhaupt an. Die Beobachtung der geschilderten Verhältnisse wird bei Kaninchen dadurch sehr wesentlich erleichtert, dass, wie schon Egli betont, der Müller'sche Gang hier sehr langsam wächst. Am 17. und 18. Tage fand Egli denselben noch nicht ganz fertig und ich traf ihn am 21. Tage bei einem männlichen Embryo in der Urogenitalfalte und im Genitalstrange so ausge-

Fig. 595. Querschnitt des Wolff'schen Körpers eines Kaninchenembryo von 1,7 cm, nicht weit vom unteren Ende, 30mal vergrössert. *w* Wolff'scher Gang; *m* Ende des Müller'schen Ganges.

Fig. 596. Die Endigungsstelle des Müller'schen Ganges der Fig. 595. 270mal vergr. *w* Wolff'scher Gang über und an der Endigungsstelle des Müller'schen Ganges *mg* mit einem Lumen von 26 μ bis zu 3,8 μ und einer Wand von 7,6—18,0 μ; *wg'* Wolff'scher Gang unterhalb dieser Stelle 38—41 μ weit.

bildet, dass ich annehmen muss, dass derselbe am 19. oder 20. Tage seine volle Entwicklung erreicht. Bei diesem Embryo waren nämlich die untersten Enden der Müller'schen Gänge bereits zu einem einfachen Strange oder Kanale von 48—54 μ Breite verschmolzen, während die Wolff'schen Gänge in dieser Gegend 0,13 mm massen. Im oberen Theile des Genitalstranges, in dem die Müller'schen Gänge getrennt waren, betrug ihre Breite 32—37 μ und die der Wolff'schen Gänge 59 μ. Ein noch älterer männlicher Kaninchenembryo vom 23. Tage zeigte nirgends mehr eine Spur der Müller'schen Gänge, weder im Genitalstrange, noch in der Urogenitalfalte, noch auch an dem in Atrophie begriffenen Wolff'schen Körper, was ich besonders hervorhebe, weil man bei diesem Thiere die unpaare Blase, in welche die Samenleiter einmünden, als *Uterus masculinus* zu bezeichnen pflegt. Diese Blase entsteht jedoch, wovon ich gerade bei diesem Embryo mich überzeugen konnte, durch eine Verschmelzung der Wolff'schen Gänge und hebe ich noch als alle Beachtung verdienend hervor, dass über und unter der verschmolzenen Stelle die Wolff'schen Gänge doppelt waren. — Bei einem weiblichen Rindsembryo von $4^1/_2$″ Länge (Fig. 587, 1) war der Müller'sche Gang ganz ausgebildet und zeigt die Fig. 597 denselben im Querschnitte. In derselben stellt *ug* den Wolff'schen Gang dar, der ausser einem Pflasterepithel auch eine jedoch nicht scharf abgesetzte ganz dünne Faserhülle besitzt. Derselbe liegt in einer ziemlich dicken Blastemschicht, welche als Peritonealhülle der Urniere betrachtet werden kann, und in dieser findet sich bei *m*, in einem leistenartigen Vorsprunge *a* der Querschnitt des Müller'schen Ganges, der in diesem Stadium aus einem noch fast soliden Zellenstrange besteht. Mit anderen Worten, es hat der Gang noch ein sehr enges Lumen, das gegen die grossen cylindrischen Zellen desselben ganz zurücksteht. Bei älteren Embryonen weiblichen Geschlechtes wird dieses Lumen immer

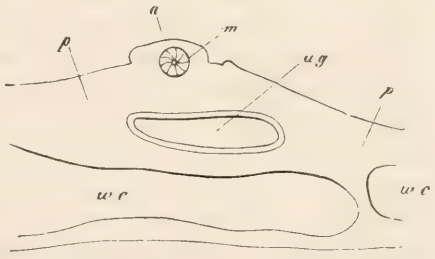


Fig. 597.

Fig. 597. Querschnitt durch den vorderen Theil der Urniere eines weiblichen Rindsembryo von $4^1/_2$″, 100mal vergr. *a* Leiste in der der Müller'sche Gang *m* liegt, *ug* Urnierengang; *wc* Kanälchen der Urniere (das Epithel nicht gezeichnet); *p* Peritonealhülle der Urniere.

grösser und bildet sich dann auch noch eine besondere Faserhülle aus, während beim anderen Geschlechte der Gang, ohne weiter sich zu entwickeln, grösstentheils der Resorption anheimfällt. — So war bei dem männlichen Embryo der Fig. 587 der Müller'sche Gang an der Urniere selbst nicht stärker als ihn die Fig. 597 zeigt und schon ohne Lumen, während derselbe beim weiblichen Embryo derselben Figur nahezu die Stärke des Wolff'schen Ganges erreicht hatte.

Die Müller'schen Gänge nun sind offenbar eigentlich die Ausführungsgänge der Sexualdrüsen beider Geschlechter, um so auffallender ist es, dass dieselben nur beim weiblichen Geschlechte wirklich zu dieser Function sich ausbilden, während sie beim männlichen Geschlechte fast spurlos vergehen und ihre Rolle von den Urnierengängen oder den Wolff'schen Kanälen übernommen wird. Es würde zu weit führen, wollte ich an der Hand der Geschichte zeigen, wie nach und nach die Erkenntniss, dass dem wirklich so ist, sich ausbildete und muss ich mich damit begnügen unter Nennung der Namen von H. Rathke (Beitr. z. Geschichte d. Thierwelt, 3. Abh. in den n. Schriften d. Danzig. Gesellsch. Bd. 1. Heft 4. 1825; Burdach's Physiologie an versch. Stellen; Abhandl. z. Bildungs- u. Entw. des Menschen und der Thiere. 1832; Meck. Arch. 1832. St. 379; Entw. der Natter bes. St. 209) und J. Müller (Bildungsgesch. d. Genit. Düsseldorf 1830), denen in dieser schwierigen Frage das Hauptverdienst zuzuerkennen ist, das, was sich am Ende als das einzige Wahre herausgestellt hat, zu schildern.

Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen beim männlichen Geschlechte.

Wir beginnen mit dem männlichen Geschlechte, als demjenigen, welches, wenn man so sagen darf, mit einfacherem Material seine ausführenden Theile erzeugt. Der Müller'sche Gang ist hier bei Thieren zur Zeit, wo die Geschlechtsöffnung schon ganz deutlich ausgeprägt ist, anfangs noch vorhanden (Fig. 587) und zeigt auch, wie diess zuerst Rathke bei der Natter und Bischoff bei Säugethierembryonen nachgewiesen haben, an seinem obern leicht angeschwollenen Ende eine spaltenförmige Oeffnung, analog derjenigen, welche beim weiblichen Thiere die Abdominalöffnung der *Tuba* darstellt. Bald aber schwinden die Müller'schen Gänge von oben nach unten und erhält sich von denselben entweder gar nichts, wie ich beim Kaninchen finde (s. oben), oder nur das unterste Stück, welches zu dem sogenannten *Uterus masculinus* (der *Vesicula prostatica* des Menschen) sich gestaltet. Mit Bezug auf diesen Ueberrest der eigentlichen Geschlechtsgänge der männlichen Geschöpfe ist zweierlei hervorzuheben und zwar fürs erste die Verschmelzung, welche die Müller'schen Gänge an ihrem untersten Ende erleiden, so dass sie später nur mit Einer Oeffnung in den *Sinus urogenitalis* einmünden. So waren bei dem in der Fig. 587 dargestellten

männlichen Rindsembryo die Müller'schen Gänge unten ganz und gar zu einem *Uterus masculinus* verschmolzen (Fig. 598), während ihr oberer Theil schon den Beginn der Atrophie zeigte, welcher derselbe endlich erliegt. Der Ueberrest der Müller'schen Gänge beim männlichen Geschlechte zeigt zweitens eine sehr verschiedene Ausbildung bei verschiedenen Gattungen. Während nämlich dieselben beim Kaninchen ganz vergehen und beim Menschen nur in der rudimentärsten Form sich zeigen, finden sie sich, wie namentlich E. H. Weber's Untersuchungen gelehrt haben, bei anderen Geschöpfen, wie z. B. bei Carnivoren, Wiederkäuern u. a., als grössere, am Grunde der Blase mehr weniger weit hinaufreichende Bildungen, die selbst in der Gestalt den Theilen ähnlich sind, denen sie beim weiblichen Thiere entsprechen, nämlich der Scheide und dem Uterus, und z. B. mit zwei Ausläufern analog den Uterushörnern getroffen werden. Allein auch bei der grössten Ausbildung spielen diese Reste der Müller'schen Gänge keine wesentliche Rolle und geht der Samenleiter aus dem Wolff'schen Körper und seinem Gange hervor. Es ist vor allem Rathke's Verdienst, diese eigenthümliche Verwendung der Urniere für den Aufbau des männlichen Sexualapparates gegen J. Müller nachgewiesen zu haben und haben dann später besonders H. Meckel's Untersuchungen die Angaben von Rathke bestätigt, während dieselben zugleich auch in den vergleichend anatomischen Untersuchungen Bidder's und vieler Neueren (Waldeyer, Leydig, Götte, Balfour, Semper, Braun) über das Urogenitalsystem der Wirbelthiere eine Bestätigung fanden. Auch ich kann nach meinen Erfahrungen mich aufs Bestimmteste für diese Verbindung zwischen der Urniere und dem Hoden aussprechen, und habe ich selbst bei menschlichen Embryonen mich von derselben zu überzeugen Gelegenheit gehabt. Bei diesen leitet sich die Verbindung im dritten Monate ein und zwar in der Art, dass eine gewisse Zahl der oberen Kanälchen der Urniere sich mit dem Hoden vereinigen und zum Kopfe des Nebenhodens, d. h. zu den *Coni vasculosi*, gestalten, während die unteren durch Atrophie verloren gehen; doch bilden sich diese Verhältnisse keineswegs rasch aus. Bei Embryonen der eilften bis zwölften Woche nämlich enthält der Kopf des Nebenhodens nur gerade Kanäle von 36—45 μ Durchmesser, und findet sich von dem Körper und der *Cauda* der *Epididymis* noch keine Spur, vielmehr kommt vom Nebenhodenkopfe, gerade wie früher von der Urniere, ein gerader Kanal von 0,45 mm Breite, der das *Vas deferens* und den Nebenhodenkanal zugleich darstellt. Um dieselbe Zeit sah ich auch noch einen ganz deutlichen Rest der Urniere mit gefässhaltigen Malpighi'schen Körperchen zwischen dem Samenleiter und Hoden, der jedoch seine Verbindung mit dem ersteren aufgegeben hatte und auch mit dem Hoden

nicht zusammen hing. Die weiteren Veränderungen habe ich nicht im Zusammenhange verfolgt und kann ich nur soviel sagen, dass im vierten und fünften Monate an den mit dem Hoden verbundenen Kanälchen der Urniere die Windungen sich ausbilden, durch welche dieselben zu den *Coni vasculosi* sich gestalten, so wie dass in dieser Zeit auch der übrige Theil des Nebenhodens sich anlegt. Die Zahl der mit dem Hoden sich vereinigenden Kanäle der Urniere ist übrigens sehr wechselnd, da, wie bekannt, die Zahl der *Coni vasculosi* nichts weniger als beständig ist. und ebenso scheint auch das Schicksal der übrigen Kanälchen der Urniere mannigfachen Abänderungen ausgesetzt zu sein. Mit Recht betrachtet Kobelt (der Nebeneierstock des Weibes. Heidelberg 1847) die *Vasa aberrantia* des Nebenhodens als nicht untergegangene Kanälchen der Urniere, die jedoch keine Verbindung mit der Geschlechtsdrüse eingegangen sind, und schreibt dieselbe Bedeutung auch gewissen nicht beständigen gestielten Cysten am Kopfe des Nebenhodens zu, die auch in Gestalt von *Vasa aberrantia* vorkommen, mit welchen jedoch die bekannte ungestielte Morgagni'sche Cyste an derselben Stelle nicht zu verwechseln ist, die von demselben Autor als ein Rest des obersten Endes des Müller'schen Ganges aufgefasst wird. Von Neueren deutet Fleischl die ungestielte Cyste als ein rudimentäres *Ovarium masculinum* und Waldeyer als *Homologon* der *Pars infundibuliformis tubae*, weil auf derselben, wie Fleischl gefunden, Flimmerepithel vorkomme und dieselbe oft wie ein *Ostium abdominale tubae* im Kleinen darstelle. Was mich betrifft, so möchte ich mich mit Hinsicht auf alle Cysten am Kopfe des Hodens der vorsichtigen Zurückhaltung von Roth anschliessen und ohne genaue embryologische Nachweise, die bisher fehlen, eine Deutung der fraglichen Cysten nicht vornehmen. — Ein ganz selbständiger Rest des Wolff'schen Körpers ist unzweifelhaft das Organ von Giraldès am oberen Ende des Hodens (s. mein Handbuch der Gewebel. 5. Aufl. St. 537).

Alles zusammengenommen ergibt sich mithin, dass der Kopf des Nebenhodens aus der Urniere selbst, der übrige Theil des Nebenhodens und der Samenleiter aus dem Wolff'schen Gange hervorgehen, während der Müller'sche Gang bis auf die Morgagni'sche Hydatide (?) und den *Uterus masculinus* vergeht.

Bei männlichen Hühnerembryonen schwindet nach Bornhaupt der Müller'sche Gang nach dem 12. Tage vollständig, nachdem er vom 6. bis zum 11. Tage in guter Entwicklung vorhanden war.

Die Entwicklung des Kopfes des Nebenhodens verdient mit Bezug auf die Frage, ob die Kanälchen desselben Reste des Wolff'schen Körpers oder Neubildungen sind, noch weiter untersucht zu werden. Für die letzte Auffassung haben sich Banks, Dursy und bedingt auch Egli ausgesprochen, doch vermisse

ich bei allen diesen Forschern genauere Nachweise über die Entstehung dieser Kanälchen und sind auch die am weitesten gehenden Abbildungen und Beschreibungen von Banks (Pl. I Figg. 7, 8, Pl. II Figg. 4, Pl. III Figg. 1, 2) nichts weniger als befriedigend und ist namentlich nicht einzusehen, wie die an der lateralen, vom Hoden abgewendeten Seite des Wolff'schen Ganges befindliche »*new structure*« den Nebenhodenkopf liefern soll. Möglicherweise liegt in der Annahme von Banks das Richtige, dass eine Sprossung vom Hoden aus an der Bildung des *Caput epididymidis* einen grösseren Antheil nimmt, als man bisher annahm, doch fehlen hierfür bis jetzt bestimmte Thatsachen und spricht das, was ich bei menschlichen Embryonen sah (s. oben), gerade in entgegengesetztem Sinne. Bei Kaninchenembryonen von 23 Tagen habe ich vom obersten, nun stark gewundenen Ende des Wolff'schen Ganges ganz bestimmt die Anlagen der *Coni vasculosi* als zahlreiche gerade Kanälchen zum Hoden verlaufen sehen. Dagegen möchte ich vorläufig darüber keine Entscheidung wagen, ob diese Röhrchen vom Hoden oder vom Wolff'schen Gange aus neugebildete sind oder einfach Umwandlungen der obersten Theile der Kanälchen der Urniere ihren Ursprung verdanken. Für eine Neubildung vom Wolff'schen Gange aus sprechen an denselben anscheinend vorkommende blinde Ausläufer, doch könnten diese auch Urnierenkanälchen sein, deren Enden nicht sichtbar waren. Die *Vasa aberrantia* am Kopfe des Nebenhodens (s. die Fig. 4 bei Follin) sind ebenfalls einer mehrfachen Deutung fähig und könnten vielleicht aus dem Hoden hervorgewucherte und mit dem Wolff'schen Gange nicht in Verbindung getretene Samenkanälchen sein.

Mit Bezug auf den Samenleiter ist nun noch ein Punct hervorzuheben, der zuerst durch Thiersch (Illustr. med. Zeitschrift. 1852. St. 12) Berücksichtigung gefunden hat. Die Urnierengänge, aus denen dieselben sich hervorbilden, laufen bei männlichen Embryonen gesondert bis an den Eingang des Beckens, hier jedoch vereinigen sich dieselben hinter der Blase mit ihren starken bindegewebigen Umhüllungen zu einem einzigen Strange, den man mit Thiersch Genitalstrang heissen kann, und mit ihnen fliessen zugleich auch die Müller'schen Gänge zusammen, so dass zu einer gewissen Zeit der männliche Genitalstrang vier Kanäle enthält. Dann verschwinden die Müller'schen Gänge im oberen Ende des Genitalstranges und fliessen im unteren Theile desselben zum *Uterus masculinus* zusammen, und während diess geschieht, weiten sich die Urnierengänge, die immer getrennt bleiben, aus und stellen nun die *Vasa deferentia* dar. Diese sind jedoch anfangs nicht von einander gesondert, sondern stellen zwei in dem einfachen Genitalstrange enthaltene Epithelialröhren dar, wie diess die Fig. 598 von dem in der Fig. 587 dargestellten männlichen Rindsembryo zeigt. Erst später scheiden sich diese Röhren stärker wachsend nach und nach in zwei besondere Gänge, indem jedes Epithelialrohr sich einen Theil des ursprünglichen Genitalstranges aneignet. Diese Entwicklung der Samenleiter ist deswegen bemerkenswerth, weil sie, wie später gezeigt werden wird.

Genitalstrang.

eine ursprüngliche Uebereinstimmung in dem Verhalten der Ausführungsgänge der Urnieren und der Müller'schen Gänge bei beiden Geschlechtern darthut, denn auch beim weiblichen Geschlechte findet sich ein Genitalstrang von demselben Baue, allein hier theilt sich derselbe nur in den seltensten Fällen (bei Thieren mit doppeltem Uterus und doppelter Scheide) in zwei Stränge, sondern bleibt meist einfach bestehen, so jedoch, dass in ihm allerdings nicht die Urnierengänge, sondern gerade umgekehrt die Müller'schen Kanäle sich erhalten. — Die Samenbläschen sind einfach Auswüchse der untersten Enden der Samenleiter. Dieselben bilden sich im dritten Monate und sind noch am Ende desselben einfache birnförmige hohle Anhänge des Samenleiters von kaum mehr als 1 mm Länge. Ihre weiteren Schicksale habe ich nicht verfolgt, es ist jedoch auch so klar, wie aus der einfachen ursprünglichen Gestalt die spätere hervorgeht. — Bei Thieren ist die Bildung der Samenbläschen leicht zu verfolgen und zeigt Fig. 598 dieselben auf der allerersten Stufe, als kleine quere Aussackungen der Samenleiter, die bemerkenswerther Weise anfänglich auch ganz und gar im Genitalstrange eingeschlossen sind.

Samenbläschen.

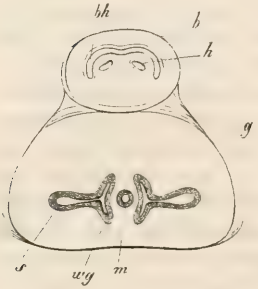


Fig. 598.

Bildung der Ausführungsgänge beim weiblichen Geschlechte.

Der weibliche Geschlechtsapparat charakterisirt sich gegenüber dem männlichen bei der Bildung der Ausführungsgänge dadurch, dass bei ihm die Urniere keine weitere Bedeutung erlangt, sondern mit Ausnahme eines kleinen Restes schwindet, der zum Theil als Rosenmüller'sches Organ schon lange beim Neugeborenen bekannt ist und von Kobelt auch beim erwachsenen Weibe als beständig und als Analogon des Nebenhodens nachgewiesen und mit dem Namen des Nebeneierstockes bezeichnet wurde. Was die Urnierengänge anlangt, so erhalten sich dieselben bei gewissen weiblichen Säugethieren (Schweinen, Wiederkäuern) und heissen die Gartner'schen Gänge, deren Bedeutung zuerst von Jacobson (Die Oken'schen Körper oder die Primordialnieren. Kopenhagen 1830) und später auch von Kobelt nachgewiesen wurde. Beim Menschen habe ich schon früher (erste Aufl. S. 447) noch bei reifen Embryonen deutliche Reste der Urnierengänge im *Lig. latum* gefunden,

Nebeneierstock

Gartner'sche Gänge.

Fig. 598. Querschnitt durch den unteren Theil des Genitalstranges und Blase des männlichen Rindsembryo der Fig. 587, etwa 18mal vergr. *b* Harnblase; *bh* halbmondförmiges Lumen derselben; *h* die zwei in einem Vorsprunge der hinteren Blasenwand enthaltenen Harnleiter; *g* Genitalstrang; *m* Müller'sche Gänge verschmolzen (*Uterus masculinus*); *wg* Urnierengänge oder Samenleiter; *s* Samenblase.

und nun hat Beigel bei älteren Embryonen auch in der Wand des Uterus die Wolff'schen Gänge entdeckt (l. i. c.). Die Beigel'schen Präparate habe ich selbst gesehen und kann ich bestätigen, dass beim 7monatlichen Embryo die Wolff'schen Gänge als kleine Epithelialröhren seitlich und etwas nach vorn in den oberflächlichen Schichten der dicken Wand des Uterus ihre Lage haben. Wie weit dieselben nach unten gehen und wie sie enden, war an den mir vorgelegten Objecten nicht zu sehen und wird es überhaupt einer genauen und mühsamen Untersuchung bedürfen, um zu ermitteln, wann und wie die Gänge schwinden. Denn so viel ist wohl sicher, dass dieselben später keine weitere Rolle spielen.

Geht so der eigentlichen Urniere beim weiblichen Geschlechte jede Beziehung zur Geschlechtssphäre ab, so treten dagegen die Müller'schen Gänge in ihr Recht ein und entwickeln sich zur Scheide, dem Uterus und den Eileitern. *Tuba* wird der Theil dieser Gänge, der am Wolff- Eileiter.
schen Körper seine Lage hat bis zu dem Puncte, wo das *Ligamentum uteri rotundum* an den ursprünglichen Urnierengang sich ansetzt, und sind die Veränderungen, die dieser Abschnitt, abgesehen von der Grössenzunahme und den noch zu besprechenden Lageveränderungen, erfährt, einfach die, dass aus der primitiven Mündung am obern Ende des Kanales, die erst glattrandig ist, allmälig das gefranste *Ostium abdominale* sich hervorbildet. Die gestielte Cyste am Ende der Tuba, die Kobelt früher, als man noch das obere Ende der Tuba als ursprünglich geschlossen auffasste, auf dieses Ende bezog, muss nun eine andere Deutung erfahren und ist wohl eine pathologische Bildung.

Ueber die Art und Weise, wie der Uterus und die Scheide sich Entwicklung des Uterus und der Scheide.
entwickeln, sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. Nach Rathke wächst die hintere Wand des *Sinus urogenitalis*, d. h. des Theiles der primitiven Harnblase, in die die Wolff'schen und Müller'schen Gänge einmünden, an der Stelle der Insertion der Müller'schen Gänge in einen blinden hohlen Fortsatz aus, an dessen Spitze dann die genannten Gänge sich ansetzen. Die weitere Entwicklung ist nach Rathke je nach der Gestalt des späteren Uterus verschieden. Bei den Geschöpfen mit einfachem oder zweihörnigem Uterus gestaltet sich der Auswuchs des *Sinus urogenitalis* zur Scheide und zum Körper des Uterus, während der Grund dieses Organes oder die Hörner, wo solche bestehen, aus den Enden der Müller'schen Gänge entstehen, die sich ausweiten und im ersteren Falle auch verschmelzen. Ist dagegen der Uterus beim erwachsenen Thiere gänzlich doppelt, so geht er ganz und gar aus den Enden der Müller'schen Gänge hervor und wird der Auswuchs des *Sinus urogenitalis* nur zur Scheide. Eine zweite Aufstellung findet sich bei

Bischoff (Entw. St. 576), doch weicht dieselbe, bei Licht betrachtet, von der von Rathke nur darin ab, dass nach ihr die Scheide aus dem *Canalis urogenitalis* entsteht. — Diese beiden Ansichten und vor allem die von Rathke waren lange Zeit die einzig geltenden, bis im Jahre 1852 ziemlich gleichzeitig Leuckart (Illustr. med. Zeitschr. 1852. St. 93) auf theoretischem Wege, und Thiersch (Ebend. St. 11 u. flgde.) an der

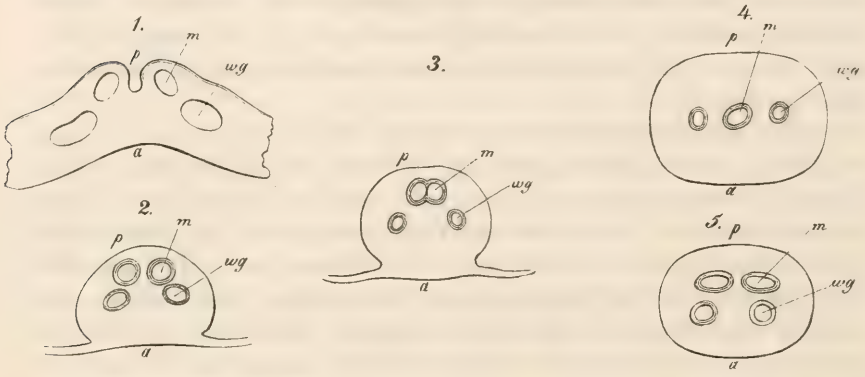


Fig. 599.

Hand wirklicher Beobachtungen eine andere Auffassung begründeten. Nach Thiersch's Beobachtungen an Schaafembryonen geschieht die Bildung von Uterus und Scheide in folgender Weise. Die Ausführungsgänge der Urnieren und die Müller'schen Gänge verbinden sich mit ihren unteren Enden von ihrer Einmündung in den *Sinus urogenitalis* an mit einander zu einem rundlich viereckigen Strange, dem Genitalstrange, in welchem vorn die beiden Lumina der Urnierengänge und hinten die der Müller'schen Kanäle sich finden. Beim weiblichen Embryo nun verschmelzen von unten aufwärts die Müller'schen Gänge in einen einzigen Kanal und dieser gestaltet sich dann im Laufe der Entwicklung zur Scheide und zum Körper des Uterus, während die Hörner desselben aus den nicht im Genitalstrange eingeschlossenen benachbarten Theilen der Müller'schen Gänge entstehen. — Der Unterschied zwischen dieser Ansicht von Thiersch und der von Rathke springt von

Fig. 599. Querschnitt durch den Genitalstrang des älteren weiblichen Rindsembryo der Fig. 587, 14mal vergr. 1. vom oberen Ende des Stranges mit etwas schief getroffenen Gängen; 2. etwas weiter unten; 3. 4. von der Mitte des Stranges mit verschmelzenden und verschmolzenen Müller'schen Gängen; 5. vom unteren Ende desselben mit doppelten Müller'schen Gängen; *a* vordere, *p* hintere Seite des Genitalstranges; *m* Müller'scher Gang; *wg* Wolff'scher Gang.

selbst in die Augen und ergeben sich nun in der That, wie Leuckart hervorgehoben hat, schon von vorne herein einige Thatsachen, die für die Thiersch'sche Verschmelzungstheorie sprechen, wie das Vorkommen einer doppelten Scheide bei einigen Säugern, das pathologisch auch beim Menschen beobachtet worden ist, und das Auftreten von zwei Oeffnungen an dem *Uterus masculinus* einiger Säugethiere. Allein auch die directe Beobachtung zeigt, dass Thiersch Recht hat, und habe ich (ebenso wie später Banks und Dohrn) bei Untersuchung des Genitalstranges von Rindsembryonen in allem Wesentlichen eine Bestätigung seiner Angaben erhalten. An Querschnitten des Genitalstranges des weiblichen Embryo der Fig. 587, 3 ergab sich erstens (Fig. 599), dass von dem Puncte aus, wo auch äusserlich sichtbar die vier Gänge sich vereinigen, in der That eine Verschmelzung der äusseren Umhüllungen derselben, die jetzt noch aus sehr unentwickeltem Fasergewebe besteht, statthat, in welcher Beziehung ich jedoch noch darauf aufmerksam machen will, dass eigentlich schon vorher die beiden Gänge jeder Seite nur einen einzigen Strang mit zwei Lumina und zwei Epithelialröhren darstellen. Am obersten Ende des Genitalstranges (Fig. 599, 1) erkennt man die sich vereinigenden Stränge der beiden Seiten noch ganz deutlich und liegt hier auch noch der Müller'sche Gang in einem leistenförmigen Vorsprunge, weiter abwärts dagegen bildet der Genitalstrang in der That eine einzige fast cylindrische Masse. Was die vier Kanäle im Innern desselben anlangt, so bemerke ich zunächst, dass die Müller'schen Gänge durch die Dicke ihres einfachen Cylinderepithels von den Urnierengängen sich auszeichnen, deren Zellenauskleidung einmal dünner ist. Verfolgt man ferner die Müller'schen Gänge auf successiven Querschnitten bis zum *Sinus urogenitalis*, so ergibt sich folgendes auffallende Verhalten. Anfangs getrennt, nähern sie sich bald einander, kommen zur Berührung und verschmelzen in einen einzigen Kanal. Dieser einfache weibliche Genitalkanal bleibt nun aber nicht bis zum *Sinus urogenitalis* so, wie man nach den Mittheilungen von Thiersch erwarten könnte, vielmehr wird derselbe weiter abwärts im unteren Drittheile des Genitalstranges wieder doppelt (Fig. 599, 5) und mündet mit zwei Oeffnungen in den *Sinus urogenitalis*. Es findet sich demnach hier das merkwürdige Verhalten dass die Müller'schen Gänge in der Mitte des Genitalstranges zuerst verschmelzen, an beiden Enden desselben dagegen noch längere Zeit doppelt bleiben, ein Verhalten, das nun auch das Vorkommen von einem einfachen Uterus mit doppelter Scheide in pathologischen Fällen beim Menschen, so wie von einem einfachen *Uterus masculinus* mit zwei Oeffnungen (Delphin) oder mit einer Scheidewand im unteren Theile (Esel) begreiflich macht. An einem älteren Embryo

von 7,93 cm fand ich die Müller'schen Gänge auch oben und unten verschmolzen und war nun aus ihnen ein einziger weiterer Genitalkanal hervorgegangen, der nur am letzten Ende in einer von der hinteren Wand her vorspringenden Leiste noch eine Andeutung der früheren Duplicität zeigte. Dieser Genitalkanal ist nichts anderes als die Anlage der Scheide und des Körpers des Uterus, und erscheint es nun ferner noch bemerkenswerth, dass derselbe jetzt auch die Wand des Genitalstranges sich ganz angeeignet hat, und dass die verkümmerten ganz kleinen Epithelialröhren der früheren Urnierengänge, die jetzt schon die Gartner'schen Kanäle heissen können, als ganz untergeordnete Theile mitten in seiner vorderen Wand ihre Lage haben (Fig. 600). An den in der Fig. 599 dargestellten Präparaten waren übrigens die Urnierengänge noch ganz gut erhalten und lagen zuerst vor, dann seitlich und endlich wieder vor den Müller'schen Gängen. Alle vier Kanäle waren in der Mitte des Genitalstranges enger als an dessen Enden und schienen, worüber ich jedoch nicht vollkommen ins Klare kam, dicht beisammen in den *Sinus urogenitalis* auszumünden, der durch das Vorkommen eines dicken Pflasterepithels ausgezeichnet war. — Das Resultat meiner Untersuchungen ist mithin ebenfalls das, dass Scheide und Uterus aus den verschmelzenden Müller'schen Gängen sich hervorbilden, ich habe jedoch den Angaben von Thiersch das beizufügen, 1) dass die Verschmelzung in der Mitte zuerst beginnt und von da nach oben und unten fortschreitet und 2) dass die Wand des gesammten Genitalstranges zur Bildung der Faserhaut von Uterus und Scheide verwendet wird, so dass mithin die Urnierengänge, wenn auch nicht mit ihrem Epithel, so doch in dieser Weise an der Gestaltung des weiblichen Genitalkanales Antheil nehmen.

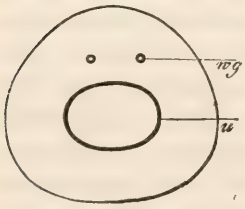


Fig. 600.

So viel von den Säugethieren. Was nun den Menschen anlangt, so hat Dohrn bei einem Embryo von 2,5 cm Länge die Müller'schen Gänge so weit genähert gefunden, dass ihre Epithelien sich berührten und bei einem 3 cm langen Embryo war die Verschmelzung schon nahezu vollständig. Somit fällt hier die Vereinigung der Geschlechtsgänge auf das Ende des 2. Monates. Diesem zufolge ist wohl nicht zu bezweifeln, dass die Vorgänge hier ebenso wie bei den Thieren ablaufen und ist nur zu

Fig. 600. Querschnitt durch den 1,31 mm breiten, 1,22 mm dicken Genitalstrang eines weiblichen Rindsembryo von 3″ 4‴, 22mal vergr. *u* Uterus (verschmolzene Müller'sche Gänge) 0,61 mm breit, 0,45 mm tief; *wg* Gartner'sche (Wolff'sche) Gänge, 28 μ breit.

bemerken, dass der *Uterus* anfänglich, im 3. Monate, zweihörnig ist und nur ganz allmälig durch Verschmelzung der *Cornua* in ein einfaches Organ sich umwandelt.

Sinus urogenitalis.

Die Müller'schen Gänge münden, wie wir schon früher angaben, anfänglich in den untersten Theil der Harnblase ein, und zwar unmittelbar vor den Wolff'schen Gängen und ziemlich in einer Linie mit denselben, während die Harnleiter höher oben sich ansetzen. Das letzte Stück der Harnblase von der Einmündung der genannten Urnieren- und Geschlechtsgänge an, das seit J. Müller mit dem Namen des *Sinus urogenitalis* bezeichnet wird, verkürzt sich nun im Laufe der Entwicklung immer mehr, während zugleich die angrenzenden Theile des Harnapparates zur *Urethra* und die Müller'schen Gänge zur Scheide und zum Uterus sich ausbilden und so wird es dann zu Wege gebracht, dass am Ende Harn- und weiblicher Geschlechtsapparat nur an den allerletzten Enden in dem sogenannten Vorhofe der Scheide mit einander verbunden sind. Die besagte Verkürzung ist übrigens nur als eine scheinbare aufzufassen und kommt dadurch zu Stande, dass der ursprüngliche *Sinus urogenitalis* weniger wächst als die übrigen Theile und so am Ende nur als ein ganz kurzer Raum erscheint. Dass dem wirklich so ist, lässt sich für den Menschen leicht beweisen und theile ich hier zum Belege noch einige Einzelnheiten mit. Bei einem dreimonatlichen menschlichen Embryo (Fig. 601, 1) misst der *Sinus urogenitalis* 2,3 mm in der Länge und erscheint als ein weiterer, die Harnblase und Harnröhre — die übrigens jetzt noch nicht als ein besonderer Theil zu unterscheiden ist — unmittelbar fortsetzender Kanal, in dessen Anfang die engere Scheide, die sammt Uterus nur 3 mm lang ist, auf einer kleinen Erhöhung ausmündet. Beim vier Monate alten Embryo (Fig. 601, 2) ist das Verhalten der beiden Kanäle zu einander noch ganz dasselbe. Uterus und Scheide messen aber nun schon 6 mm, während der *Sinus urogenitalis* sich kaum vergrössert hat und nicht mehr als 2,5 mm beträgt. Im fünften und sechsten Monate erst ändert sich das Verhältniss der Kanäle zu einander, die

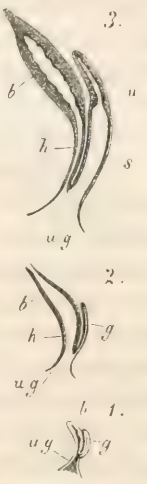


Fig. 601.

Fig. 601. *Sinus urogenitalis* und *Annexa* von menschlichen Embryonen in natürlicher Grösse. 1. von einem dreimonatlichen, 2. von einem viermonatlichen, 3. von einem sechs Monate alten Embryo. *b* Blase; *h* Harnröhre; *u g Sinus urogenitalis*; *g* Genitalkanal, Anlage von Scheide und Uterus; *s* Scheide; *u* Uterus.

Scheide wird weiter und erscheint von nun an der *Sinus urogenitalis* als directe Verlängerung derselben, und die Harnröhre, die mittlerweile auch von der Blase sich abgegrenzt hat, als ein in die Vagina einmündender Kanal. Im sechsten Monate (Fig. 601, 3) beträgt der *Sinus urogenitalis*, der nun schon *Vestibulum vaginae* heissen kann, nur 3,5 mm, während die Vagina schon 11 mm und der Uterus 7 mm misst. Diese Zahlen genügen, um zu zeigen, dass der ursprüngliche *Sinus urogenitalis* nicht nur nicht schwindet, sondern sogar auch mit wächst, da aber die Scheide und der untere Theil der primitiven Harnblase, die zur Harnröhre wird, viel stärker wachsen, so erscheint derselbe später als ein untergeordneter Theil. Da ferner die Scheide später mehr sich ausweitet als die Harnröhre, so wird der *Sinus urogenitalis*, der anfänglich die unmittelbare Fortsetzung der Harnblase war, zuletzt wie zum Ende der Scheide, in das die Harnröhre einmündet.

Uterus; Vagina.

Uterus und Scheide bilden, wie aus der vorhin gegebenen Entwicklungsgeschichte klar geworden sein wird, ursprünglich nur Einen Kanal und sieht man beim Menschen im dritten und vierten Monate keine Spur einer Trennung in demselben (Fig. 601, 1, 2). Erst im fünften und deutlicher im sechsten Monate beginnt der Uterus sich abzugrenzen, dadurch, dass an der Stelle des späteren *Orificium externum* ein leichter ringförmiger Wulst entsteht (Fig. 601, 3), der dann nach und nach in den letzten Monaten der Schwangerschaft zur Vaginalportion sich gestaltet. Von der Scheide ist weiter nichts zu bemerken, als dass dieselbe in der Mitte der Schwangerschaft, um welche Zeit auch ihre Runzeln

Hymen.

auftreten, unverhältnissmässig weit ist, so wie dass das Hymen nichts anderes ist, als eine Umbildung des ursprünglichen Wulstes, mit dem der Kanal in den *Sinus urogenitalis* hineinragt; mit anderen Worten ist das Hymen der in das *Vestibulum vaginae* vortretende unterste Theil der Wand der Scheide, die nach vorn in der Regel schmäler ist als an der entgegengesetzten Seite (s. auch Dohrn's ausführliche Mittheilungen). Was den Uterus anlangt, so hat derselbe noch im fünften Monate Wände, die kaum dicker sind als die der Scheide, doch erscheinen schon in diesem Monate nach Dohrn Querfalten, die offenbar die des Cervix sind. Im sechsten Monate beginnen die Wandungen des Uterus vom Cervix aus sich zu verdicken und diese Zunahme schreitet dann bis zum Ende der Schwangerschaft fort, so jedoch, dass, wie längst bekannt, um diese Zeit der Cervix, der etwa $^2/_3$ der Länge des ganzen Organes ausmacht, viel dicker ist als der Körper und der Grund.

Descensus ovariorum et testiculorum.

Bevor wir die inneren Geschlechtsorgane verlassen, haben wir nun noch eines Phänomens zu gedenken, das beim männlichen Geschlechte viel ausgeprägter sich findet, als beim weiblichen, nämlich der Lagever-

änderung der Geschlechtsdrüse oder des Herabsteigens der Hoden und Eierstöcke, *Descensus ovariorum et testiculorum*. Hoden und Eierstöcke liegen anfangs in der Bauchhöhle an der vorderen und medialen Seite der Urnieren neben den Lendenwirbeln (Fig. 587) und verlaufen um diese Zeit auch ihre Gefässe einfach quer von der *Aorta* aus und zur *Vena cava* herüber. Im weiteren Verlaufe nun rücken die Hoden, die wir für einmal allein ins Auge fassen wollen, allmälig abwärts, so dass sie im dritten Monate schon die Stellung einnehmen, die die Fig. 602 zeigt. Für die weitere Schilderung des *Descensus* ist es nun nöthig zunächst von zwei besonderen Gebilden zu handeln, die zum Theil schon besprochen wurden, nämlich dem *Gubernaculum Hunteri* und dem *Processus vaginalis peritonei*. Das *Gubernaculum Hunteri* ist ein Gebilde, das ursprünglich dem Wolff'schen Körper angehört (s. Fig. 587) und als Leistenband desselben von seinem Ausführungsgange gerade abwärts zur Leistengegend sich erstreckt. So wie der Hoden entstanden und etwas mehr entwickelt ist, besitzt derselbe, wie schon oben angegeben wurde, einen Bauchfellüberzug und ein niedriges Gekröse, *Mesorchium*, und von diesem aus zieht sich dann eine Verlängerung theils aufwärts (Fig. 587), theils abwärts bis zu der Stelle des Urnierenganges, an den sein Leistenband sich anheftet. Mit dem Schwinden und der Metamorphose des Wolff'schen Körpers und dem Grösserwerden des Hodens schwinden die beiden Falten des Hodens und kommt derselbe dicht an den Wolff'schen Gang, jetzt das *Vas deferens*, zu liegen, und von diesem Momente an erscheint das Leistenband der Urniere als ein zum männlichen Geschlechtsapparate gehöriger Theil und heisst jetzt *Gubernaculum Hunteri*. Untersucht man dasselbe nun im dritten sowie im vierten und fünften Monate genauer, so ergibt sich, dass dasselbe einmal aus einem faserigen Strange, dem eigentlichen *Gubernaculum*, und zweitens aus einer dasselbe von vorn und von den Seiten her umgebenden Bauchfellfalte besteht, für die eine besondere Bezeichnung nicht nöthig ist. Beide diese Theile gehen bis zur Leistengegend herab und verlieren sich hier in dem sogenannten Scheidenfortsatze des Bauchfelles, *Pro-*

Gubernaculum testis.

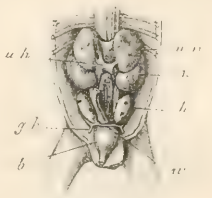


Fig. 602.

Fig. 602. Harn- und Geschlechtsorgane eines männlichen Embryo von drei Monaten in natürlicher Grösse. *n n* Nebennieren; *u h Cava inferior*; *n* Niere; *h* Hoden; *g h Gubernaculum Hunteri*; *b* Harnblase. Ausserdem sind der Mastdarm, die Ureteren und Samenleiter *w g* zu sehen. Hinter dem Mastdarm und zwischen den Nieren und Hoden ist eine längliche Masse, durch welche die *Art. mesenterica inferior* hervorkommt, die vielleicht zum *Sympathicus* gehört.

Processus vaginalis peritonei.

cessus vaginalis peritonei. Dieser ist nichts anderes als eine Ausstülpung des Bauchfelles, welche schon im Anfange des dritten Monates ganz selbständig entsteht und allmälig zu einem die Bauchwand durchsetzenden und bis ins *Scrotum* sich erstreckenden Peritonealkanale sich gestaltet. Durch die Entwicklung dieser Ausstülpung des Bauchfelles wird somit vor dem Durchtritte des Hodens der Leistenkanal gebildet und gleichzeitig entwickelt sich auch das scheinbar im *Processus vaginalis*, aber doch ausserhalb seiner Bauchfellauskleidung gelegene Hunter'sche Leitband bis ins *Scrotum* herab, wo seine Fasern sich verlieren. Sind die Theile so vorgebildet, so rückt nun der Hoden mit seinem Bauchfellüberzuge bis an den Eingang des *Processus vaginalis*, in den er früher oder später, meist im siebenten Monate einzutreten beginnt, worauf er dann, allmälig in demselben vorrückend, bald ganz in ihm sich verliert um endlich aus dem Leistenkanale, in dem er zuerst seine Lage hat, in das *Scrotum* herabzusteigen. Da nun, wie schon bemerkt, der Hoden seinen Bauchfellüberzug schon in den Scheidenkanal mitbringt, so erscheint letzterer, sobald der Hoden im *Scrotum* herabgestiegen ist, in demselben Verhältnisse zu ihm wie beim Erwachsenen die freie Lamelle der *Vaginalis propria*, während die ursprüngliche Bauchfellbekleidung der Drüse die *Tunica adnata* darstellt, wie aus nebenstehendem Schema Fig. 603 hinreichend deutlich werden wird. Dasselbe lehrt zugleich auch, dass die Höhle der *Vaginalis propria* unmittelbar nach vollendetem *Descensus* durch einen Kanal, der immer noch der Scheidenkanal heissen kann, mit der Bauchhöhle in Verbindung steht. Die Zeit der Vollendung des *Descensus* ist eine verschiedene, doch findet man in der Regel noch vor dem Ende des Embryonallebens beide Hoden im *Scrotum*, in anderen Fällen vollendet sich der *Descensus* erst nach der Geburt. Nicht selten ist es, dass beide Seiten etwelche Verschiedenheiten zeigen und in Ausnahmefällen bleibt der eine oder der andere Hoden im Leistenkanale oder selbst in der Bauchhöhle stehen, welcher letztere Zustand als *Kryptorchidismus* bezeichnet wird. Sind die

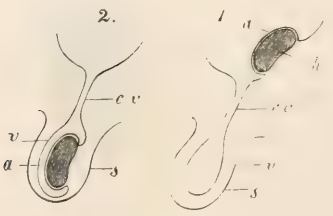


Fig. 603.

Fig. 603. Schema zur Erläuterung des *Descensus testiculorum*. 1. Der Hoden am Eingange des Leistenkanales; 2. der Hoden im *Scrotum*; *h* Hoden; *a* Peritonealüberzug desselben, später *Adnata testis*; *cv* Scheidenkanal mit der Erweiterung *v* im *Scrotum s*, die später äussere Lamelle der *Vaginalis propria* wird.

Hoden regelrecht herabgestiegen, so findet man bei Neugeborenen den Scheidenkanal noch offen, doch schliesst sich derselbe bald nach der Geburt, wobei jedoch ebenfalls sehr häufig Unregelmässigkeiten sich ergeben, so dass der Kanal auf grössere oder kleinere Strecken, in seltenen Fällen selbst ganz sich offen erhält. Schliesst sich derselbe regelrecht, so bleibt nicht selten ein Strang, das sogenannte *Ligamentum vaginale*, als Rest zurück.

Dem Bemerkten zufolge ist somit die *Vaginalis propria* ursprünglich ein Theil des Bauchfells, jedoch in ihren beiden Lamellen von etwas verschiedener Herkunft. Die *Vaginalis communis* rührt, wie es scheint, vorzüglich von der *Fascia superficialis abdominis* her, die bei der Bildung des Scheidenfortsatzes des Bauchfelles mit sich auszieht und mit welcher auch einige Fasern der platten Bauchmuskeln herauswuchern, die dann den *Cremaster* bilden. Eine Beziehung des *Gubernaculum Hunteri* zur Bildung der letzteren Hülle, die einige annehmen, kann ich nicht zugeben, dagegen glaube ich, dass die von mir beschriebene sogenannte innere Muskelhaut des Hodens zwischen *Communis* und *Propria* der Rest dieses Bandes ist, auf dessen physiologische Bedeutung wir noch zu reden kommen.

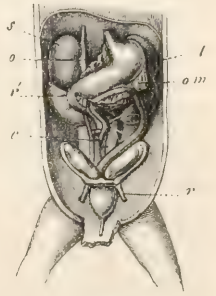


Fig. 604.

Descensus ovariorum.

Der *Descensus ovariorum* ist zwar viel weniger ausgeprägt als derjenige der Hoden, aber doch für den aufmerksamen Beobachter nicht zu übersehen. Auch die Eierstöcke liegen anfänglich an derselben Stelle, wo die Hoden (Fig. 587), und besitzen dieselben Beziehungen zum Bauchfelle. Namentlich findet sich auch hier schon zur Blüthezeit der Wolff'schen Körper am Urnierengange ein dem *Gubernaculum Hunteri* entsprechender Strang, der später zum *Ligamentum uteri rotundum* wird. Mit dem Vergehen der Wolff'schen Körper nun rücken die Eierstöcke ebenfalls gegen die Leistengegend herab, indem sie zugleich schief sich stellen, und wird hierbei die Bauchfellbekleidung der Urnieren zum *Lig. uteri latum* oder eigentlich zuerst nur zum Fledermausflügel, während der vorhin erwähnte Strang vom Urnierengange, der schwindet, an den Müller'schen Gang zu liegen kommt. Hier sitzt derselbe gerade an der Stelle, wo die Tuba in den Uterus übergeht, und diess ist auch be-

Ligamentum uteri rotundum.

Fig. 604. Ein Theil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr. *s* Nebenniere; *o* kleines Netz; *r'* Niere; *l* Milz; *om* grosses Netz; *c Coecum*; *r Lig. uteri rotundum*. Ausserdem sieht man Blase, *Urachus*, *Ovarium*, *Tuba*, Uterusanlage, Magen, *Duodenum*, *Colon*.

kanntlich der Ort, von dem später das *Ligamentum uteri rotundum* ausgeht. Dieses Band zeigt übrigens beim weiblichen Geschlechte dieselben Beziehungen zum Leistenkanale wie beim männlichen und bildet sich bemerkenswerther Weise auch hier ein *Processus vaginalis* (der auch der Kanal von Nuck heisst), der dann aber später spurlos schwindet, während bekanntlich das *Ligamentum uteri rotundum* in einer Lage sich erhält, die der ursprünglichen des *Gubernaculum Hunteri* vollkommen entspricht. Um wieder auf die Eierstöcke zurück zu kommen, so bemerke ich von denselben noch, dass sie lange Zeit im Bereiche des grossen Beckens sich erhalten und erst am Ende des Embryonallebens in den Eingang des kleinen Beckens zu liegen kommen. In sehr seltenen Fällen treten dieselben, wie die Hoden, in den Leistenkanal und können selbst bis in die grossen Schamlippen herausrücken, womit dann, da diese dem *Scrotum* entsprechen, eine vollkommene Uebereinstimmung beider Geschlechter hergestellt ist.

Erklärung des *Descensus*.

So leicht im Ganzen die einzelnen Stadien des *Descensus* der Geschlechtsdrüsen zu ermitteln sind, so schwierig ist es, den eigentlichen Factor bei demselben nachzuweisen und zeigen schon die vielen aufgestellten Hypothesen an, dass wir uns bei einem Versuche hierzu auf ein sehr dunkles Gebiet begeben. Von jeher ist man, wie schon der Name besagt, geneigt gewesen, dem Hunter'schen Leitbande eine wesentliche Rolle beim *Descensus* zuzuschreiben und wird es vor Allem nöthig, noch etwas genauer auf die Verhältnisse desselben einzugehen. Nach meinen Erfahrungen, die mit denen verschiedener anderer Beobachter übereinstimmen, besteht das Leitband ursprünglich aus zelligen Elementen und später aus einem Fasergewebe, in dem sich glatte Muskelfasern, quergestreifte, von den Bauchmuskeln abstammende Elemente und reichliche Mengen von Bindegewebsbündeln erkennen lassen. Die quergestreiften Muskelfasern gehen von der Gegend des Leistenkanales theils abwärts, und diess ist der spätere *Cremaster*, theils aufwärts gegen den Hoden, und diese letzteren Fasern finden sich auch im entsprechenden Gebilde des weiblichen Fötus und sind bekanntlich auch noch bei Erwachsenen im *Ligamentum uteri rotundum* nachzuweisen. Da mithin im Leitbande Muskeln vorkommen, Muskeln, welche schon ältere Beobachter gesehen zu haben glaubten, so ist es begreiflich, dass man vor Allem den Versuch gemacht hat, den *Descensus* durch den Zug derselben zu erklären. Es ist jedoch leicht einzusehen, dass durch Muskeln, welche vom Leistenkanale her im *Gubernaculum* gerade zum Hoden verlaufen, wohl eine etwelche Lageveränderung des Hodens, aber unmöglich ein vollständiger *Descensus* desselben bewirkt werden kann, und kommen wir daher zum Schlusse, dass diese Muskeln, wenn sie überhaupt beim *Descensus* eine

Rolle spielen, was mir nichts weniger als bewiesen ist, doch keinesfalls von wesentlicher Bedeutung sind. Aus diesem Grunde kann ich auch einer neueren, von verschiedenen Autoren angenommenen Theorie von E. H. Weber keinen Beifall schenken, welcher zufolge der Hoden durch Muskelwirkungen in das von Weber als ein hohler Sack geschilderte *Gubernaculum Hunteri* eingestülpt werden soll. Ich habe mich nicht davon überzeugen können, das das *Gubernaculum* ein hohler, mit Muskelfasern belegter cylindrischer Beutel ist, aber auch wenn dem so wäre, so würde ich doch immer bei der gegebenen einfachen Anordnung der Muskelfasern des *Gubernaculum* es für unstatthaft halten müssen, den *Descensus* durch dieselben zu erklären. Als die einfachste, rationellste Erklärung ist mir immer die vorgekommen, die schon bei einigen Autoren, am bestimmtesten bei J. Cleland (l. i. c.) angedeutet ist, dass einmal verschiedene Wachsthumsverhältnisse der Theile, ein rasches Wachsthum der einen und ein Zurückbleiben der anderen, und zweitens ein Schrumpfen des *Gubernaculum* die Lageveränderung des Hodens bedingen. Welche scheinbaren Ortsveränderungen der bedeutendsten Art durch ein verschiedenes Wachsthum nahe gelegener Theile erzeugt werden können, habe ich schon früher am Rückenmark nachgewiesen, welches, anfänglich im Sacralkanale gelegen, am Ende am zweiten Lendenwirbel steht und so gewissermaassen einen ebenso entschiedenen *Ascensus* zeigt, wie die Hoden einen *Descensus*. Nehmen wir nun an, dass in analoger Weise die Theile unterhalb der Hoden weniger, die oberen dagegen rascher wachsen, so wird hierdurch eine Verschiebung eintreten müssen, die nur um so grösser erscheinen wird, wenn man die Kleinheit der Theile bei jungen Embryonen, die geringen Entfernungen bei denselben mit in Erwägung bringt. Dass aber in der That die über den Hoden (und Eierstöcken) gelegenen Theile rascher wachsen als die unteren, sieht man ja deutlich an den *Vasa spermatica*, an deren Verlängerung durch Muskelwirkung Niemand wird denken wollen, und deren Wachsthum eben mit der beste Beweis ist, dass hier keine Contractionsphänomene im Spiele sind. Andererseits ergibt eine Messung des *Gubernaculum Hunteri* und des *Processus vaginalis* bei jüngeren und älteren Embryonen, dass dieselben unverhältnissmässig wenig an Länge zunehmen. Wenn nun aber auch dieses Missverhältniss im Wachsthum der über und unter dem Hoden gelegenen Theile einen guten Theil des *Descensus testiculorum* erklärt, so genügt dasselbe doch kaum, um auch das Durchtreten des Hodens durch den Leistenkanal und in das *Scrotum* begreiflich zu machen und erscheint es als fast unumgänglich nöthig, noch einen zweiten Factor anzunehmen, der gewissermaassen den Hoden fixirt und leitet, vielleicht

auch etwas herabzieht, und dieser Factor scheint mir im *Gubernaculum Hunteri* gegeben zu sein. Dasselbe ist einmal ein straffes Band, welches auf jeden Fall den Hoden hält und ihm eine bestimmte Richtung der Bewegung vorzeichnet, und zweitens glaube ich bei demselben in der That eine Verkürzung, jedoch weniger durch Contraction als in Folge der eigenthümlichen Entwicklung seiner Elemente annehmen zu dürfen, eine Verkürzung, welche auch H. Meckel mit Recht derjenigen verglichen hat, die junges Bindegewebe in Narben erleidet, durch welche bekanntlich unter Umständen mächtige mechanische Wirkungen ausgeübt werden. Beim weiblichen Embryo, bei dem der *Descensus* nicht so weit geht, scheint dieses letztere Moment wegzufallen und das *Lig. rotundum* später mit den übrigen Theilen im Wachsthume gleichen Schritt zu halten.

Entwicklung der äusseren Genitalien.

Zum Schlusse schildere ich nun noch die Entwicklung der äusseren Genitalien, bei welcher Gelegenheit wir auf eine sehr frühe Periode zurückzugehen haben. In der vierten Woche (s. Fig. 234, 605, 1) bemerkt man nahe am hinteren Leibesende eine einfache Oeffnung, welche die gemeinsame Mündung des Darmes und des Urachus oder der späteren Harnblase darstellt, in welche auch die Urnierengänge einmünden und die aus diesem Grunde als Cloakenmündung bezeichnet wird, indem der letzte Abschnitt des Darmes nach der Vereinigung mit dem Urachus die Cloake heisst. Noch bevor eine Trennung dieser einfachen Oeffnung in zwei, die Aftermündung und die Harngeschlechtsöffnung, eintritt, erheben sich ungefähr in der sechsten Woche vor derselben ein einfacher Wulst, der Geschlechtshöcker und bald auch zwei seitliche Falten, die Geschlechtsfalten. Gegen das Ende des zweiten Monates erhebt sich der Höcker mehr und zeigt sich an seiner unteren Seite eine zur Cloakenmündung verlaufende Furche, die Geschlechtsfurche. Im dritten Monate treten diese Theile alle deutlicher hervor und erscheint der Höcker nun schon deutlich als das spätere Geschlechtsglied, und ungefähr in der Mitte dieses Monats scheidet sich auch die Cloakenmündung in die zwei vorhin genannten Oeffnungen durch einen Vorgang, der noch nicht genau ermittelt ist. Nach Rathke (Abhdl. z. Entw. I. St. 57) kommt die Trennung dadurch zu Stande, dass einmal an der Seitenwand der Cloake zwei Falten entstehen, die immer mehr vortreten und zweitens auch die Stelle, wo der Mastdarm und der Urachus zusammenstossen, vorwächst, bis endlich diese drei Theile sich vereinigen und so eine Scheidewand zwischen den betreffenden beiden Kanälen bilden. Bei Kaninchen bedingt, wie es scheint, das Vortreten der oben (S. 848) sogenannten Perinealfalte (Fig. 522, *r*) die Trennung der Cloake, was nicht nothwendig auch für den Menschen gilt. Sei dem

Cloake.

Geschlechtshöcker. Geschlechtsfalten.

Geschlechtsfurche.

After, Darm.

wie ihm wolle, so ist so viel sicher, dass unmittelbar nach der Trennung die beiden Kanäle noch ganz dicht beisammen liegen, bald aber, im vierten Monate, eine dickere Zwischenwand zwischen ihnen sich entwickelt, womit dann die Bildung des Dammes gegeben ist.

Männliche äussere Geschlechtstheile.

Die weitere Ausbildung der äusseren Geschlechtstheile verfolgen wir nun bei beiden Geschlechtern für sich. Beim männlichen Embryo wandelt sich der Genitalhöcker in den *Penis* um, an dem noch im dritten Monate vorn eine kleine Anschwellung, die *Glans* sich bildet und in der ersten Hälfte des vierten Monates die Genitalfurche verwächst. Um dieselbe Zeit vereinigen sich auch die beiden Genitalfalten zur Bildung des *Scrotum* (Fig. 606, 2). Eine Naht, die *Raphe scroti et penis*, die anfänglich ungemein deutlich ist, und von der Spitze des Gliedes bis zur Anusöffnung verläuft, deutet die Stelle der Verschliessung der Geschlechtsfurche an und scheint mir das Vorkommen dieser Naht am Damme besonders auch für die oben erwähnte Ansicht von Rathke zu sprechen, in welchem Falle die Ränder der Genitalfurche als Fortsetzungen der Cloakalfalten aufgefasst werden könnten. Mit der Schlies-

Fig. 605.

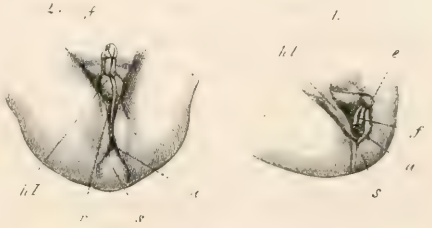


Fig. 606.

Fig. 605. Zur Bildung der äusseren Genitalien des Menschen nach Ecker. 1. Unteres Leibesende eines Embryo der achten Woche, 2mal vergrössert. *e Glans* oder Spitze des Genitalhöckers; *f* Genitalfurche rückwärts zu einer Oeffnung führend, die um diese Zeit auch die des Mastdarmes ist, mithin eine Cloakenmündung darstellt; *hl* Genitalfalten; *s* schwanzartiges Leibesende; *n* Nabelstrang. 2 Von einem 1″ 2‴ langen etwa zehn Wochen alten weiblichen Embryo. *a* After; *ug* Oeffnung des *Sinus urogenitalis*; *n* Ränder der Genitalfurche oder *Labia minora*. Die übrigen Buchstaben wie bei 1.

Fig. 606. Zur Entwicklung der äusseren Genitalien nach Ecker. 1. Von einem 1″ langen Embryo, 2mal vergr., ein Stadium darstellend, das dem der Fig. 605, 2 vorangeht, bei dem das Geschlecht noch nicht entschieden ist. 2. Von einem männlichen Embryo von 2″ 1½‴ vom Ende des dritten Monates. Buchstaben wie bei Fig. 605. Bei 2. ist die Genitalfurche geschlossen in der Naht *r* des *Penis*, *Scrotum* und *Perineum*.

sung der Geschlechtsfurche gewinnt natürlich auf einmal der *Sinus urogenitalis* des männlichen Embryo eine bedeutende Länge und entsteht ein Ansatz desselben, der im weiblichen Geschlechte seines Gleichen nicht hat. Von den weiteren Veränderungen der männlichen Zeugungstheile erwähne ich nur noch, dass die *Corpora cavernosa penis* in innigem Zusammenhange mit den Beckenknochen sich hervorbilden und ursprünglich ganz doppelt sind, und dass das *Praeputium* im 6. Monate entsteht. Nach Bokai sind *Praeputium* und *Glans* bei Knaben in den ersten Zeiten nach der Geburt verklebt und Schweigger-Seidel fand diesen Zustand schon bei Embryonen vom 5. Monate an, wobei in einzelnen Fällen auch die Urethralmündung verschlossen war (l. i. c. Fig. 1). Die Lösung beginnt nach der Geburt in einer nicht genau bestimmten Zeit und glaubt Schweigger-Seidel, dass bei derselben das Auftreten concentrischer, aus Epidermiszellen gebildeter Körper eine Rolle spiele, was leicht möglich ist. Doch bemerke ich, dass solche Körper auch an anderen Orten vorkommen, wo von solchen Trennungen keine Rede ist, wie z. B. im Zahnfleische (Reste der Schmelzorgane) und im Gaumen (Reste der Gaumennaht). Die *Prostata* legt sich im dritten Monate an und ist im vierten Monate schon sehr deutlich. Dieselbe ist anfänglich nichts als eine Verdickung der Stelle, wo Harnröhre und Genitalstrang zusammentreffen, mit anderen Worten des Anfanges des *Sinus urogenitalis*, an der die ringförmige Anordnung der Fasern äusserst deutlich ist. Die Drüsen der *Prostata* wuchern im vierten Monate vom Epithel des Kanales aus in die Fasermasse hinein und bilden sich wie die Speicheldrüsen.

Prostata.

Die weiblichen äusseren Genitalien charakterisiren sich dadurch, dass bei ihnen die Geschlechtsfurche und die Geschlechtsfalten nicht verwachsen und daher der *Sinus urogenitalis* ganz kurz bleibt. Die Genitalfalten werden zu den grossen Schamlippen, die Ränder der Genitalfurche zu den *Labia minora*, von welchen aus dann auch eine Falte um die *Glans* des lange unverhältnissmässig gross bleibenden Geschlechtsgliedes oder der *Clitoris* sich herumbildet. Eine Naht findet sich hier nur am Damme und auch diese nicht so bestimmt, wie beim anderen Geschlechte.

Aeussere weibliche Genitalien.

Aus der ganzen Schilderung über die Entwicklung der Geschlechtstheile heben wir nun zum Schlusse noch das bemerkenswerthe Resultat hervor, dass bei dem einen wie bei dem anderen Geschlechte in der ursprünglichen Anlage Theile sich finden, welche beiden Geschlechtern angehören. Abgesehen von der Geschlechtsdrüse, deren ursprünglichen Indifferentismus wir oben schon betonten, findet sich auch beim männlichen Embryo der Müller'sche Gang in seiner ganzen Länge und beim

Vergleichung beider Geschlechter.

weiblichen Fötus ist der Wolff'sche Körper und sein Ausführungsgang vollkommen ebenso entwickelt wie beim anderen Geschlechte. Demzufolge sind beim männlichen Typus Theile in der Anlage vorhanden, aus denen möglicherweise Eileiter, Uterus und Scheide sich entwickeln könnten, und ebenso besitzt der weibliche Fötus Gebilde, die ein nebenhodenartiges Organ und einen Samenleiter liefern könnten, und ferner wäre es möglich, dass bei einem und demselben Individuum die eine Geschlechtsdrüse zum Hoden und die andere zum Eierstocke sich gestaltete. In der That sehen wir auch, dass der Mann in seinem *Uterus masculinus* wenigstens einen rudimentären weiblichen Geschlechtskanal und das Weib im Nebeneierstock ein Homologon des Nebenhodens, und gewisse Thiere in den Gartner'schen Gängen auch Repräsentanten der Samenleiter besitzen. Noch ausgeprägter sind diese Verhältnisse bei gewissen hermaphroditischen Bildungen und sind unter diesen besonders jene bemerkenswerth, von denen die Würzburger pathologisch-anatomische Sammlung einen ausgezeichneten von Dr. v. Franqué in v. Scanzoni's Beiträgen Bd. IV. beschriebenen Fall besitzt, in dem neben ausgeprägten männlichen Geschlechtstheilen eine in die *Pars prostatica urethrae* einmündende Scheide und ein gut ausgebildeter Uterus sammt Eileitern sich finden. Den Daten der Entwicklungsgeschichte zufolge kann es nun auch nicht befremden, dass es, wenn schon seltene Fälle gibt, in denen auf der einen Seite das eine, auf der andern Seite das andere Geschlecht ausgebildet ist. — Was die äusseren Geschlechtstheile betrifft, so ist die ursprüngliche Uebereinstimmung derselben so gross, dass es sich leicht begreift, dass auch hier mannigfache Zwischenstufen vorkommen, unter denen diejenigen die häufigsten sind, bei denen bei männlichem Typus der übrigen Theile äusserlich Spaltbildungen mit weiblichem Gepräge vorkommen, die so weit gehen können, dass die Entscheidung über das Geschlecht eine äusserst schwierige wird.

Wie wir schon früher sahen, nimmt Waldeyer an der Urniere einen Sexualtheil und einen Urnierentheil an, indem er die engen dorsal gelegenen Kanälchen der Drüse dem ersteren, die weiteren dem letzteren Abschnitte zurechnet. In dieser Weise lässt sich jedoch die Waldeyer'sche Aufstellung nicht halten, dagegen wird dieselbe berechtigt, wenn man, wie ich es gethan, annimmt, dass die Urniere in der Art, wie Waldeyer diess für den Hoden behauptet, Sprossen in die Geschlechtsdrüsen entsendet, die einen wesentlichen Theil derselben bilden. Sollte diese meine Annahme sich als richtig herausstellen, so würden den Samenkanälchen des Mannes die Graaf'schen Follikel und die isolirten Kanäle und Markstränge im *Hilusstroma* des Eierstockes (des *Epoophoron* Waldeyer's entsprechen und dem Nebenhoden des Mannes, der Nebeneierstock, für den Fall, dass diese Organe aus den oberen Theilen des Wolff'schen Körpers hervorgehen. Sollte jedoch der Nebenhoden

nicht einfach ein umgewandelter Theil des Wolff'schen Körpers sein, sondern einer Wucherung der Samenkanälchen gegen den Wolff'schen Gang zu seinen Ursprung verdanken, oder aus Sprossen des Wolff'schen Ganges gegen den Hoden entstehen, so wäre dann der Nebeneierstock als Rest des Wolff'schen Körpers dem Organe von Giraldès des Mannes zu vergleichen und würden die Namen von Waldeyer: *Paroophoron* und *Paradidymis* für diese Theile ganz am Platze sein.

In Betreff der Gartner'schen Gänge der Säuger vergleiche man vor Allem die Arbeiten von Gartner, Jacobson, Kobelt und Follin. Dieselben münden beim Schweine neben dem *Orificium urethrae* in den *Sinus urogenitalis* oder das *Vestibulum vaginae*, verlaufen dann seitlich und vorn in der Wand der Scheide und derjenigen des Körpers des Uterus, treten von hier aus in das *Ligamentum latum*, wo sie neben dem *Cornu uteri* und dem *Oviduct* zu einem verschieden entwickelten *Parovarium* gehen, um da zu enden. Am Scheidentheile und im unteren Uterustheile zeigen die Gänge drüsenartige Seitensprossen (Gartner, Tab. I, Follin Fig. 5), welche, wie Banks mit Recht annimmt, eine Vergleichung mit dem drüsigen Theile des Samenleiters zulassen.

Literatur der Harn- und Geschlechtsorgane.

Neben den früher angeführten Werken von Banks (66), Ed. v. Beneden (69), Bornhaupt (81), Dobrynin (88), Dohrn (89), Dursy (93), Farre (100), Gasser (102, 103), Kollmann (124), Koster (135, 135a), Kupffer (137), Leopold (141), W. Müller (161), J. Müller (158), Pflüger (179), Rathke (182, 183), Reichert (195), Romiti (205), Rosenberg (207), Santi Sirena (232), Thiersch (239), Toldt (243), Waldeyer (258), Wittich (264) vergleiche man:

Balfour, F. M., On the origin and history of the urogenital organs in Journal of Anat. and Phys. Vol. X. — Bidder, Vergl. Unt. ü. d. männl. Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846. — Borsenkow in Würzb. naturw. Zeitschr. IV, 1863, S. 56 und Genitalanlage des Hühnchens in Bulletin d. natur. de Moscou 1871. — Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien in Arb. aus dem zool.-zoot. Institute in Würzburg, Bd. IV, 1878. — Beigel, H., Zur Entwickl. d. Wolff'schen Körpers beim Menschen in Med. Centralbl. 1878, No. 27. — v. Brunn, Beitr. z. Kenntniss des feineren Baues und d. Entw. d. Nebennieren in Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII, S. 623. — Burnett, W. J., On the Development of the Renal organs in American Journal of science Vol. XVII, 1854. — Cleland, J., The Mechanisme of the gubernaculum testis. Edinb. 1856. — Dohrn, Ueber die Entwicklung des Hymens in Marburg. Ber. 1875, No. 3. — Fleischl, in Med. Centralbl. und in Stricker's Handb. II, S. 1236. — Follin, E., Recherches sur les Corps de Wolff. Paris 1850. Thèse. — Foulis, J., The development of the ova in Trans. Royal Soc. Edinburgh Vol. XXVII, 1875. — Fürbringer, M., Zur Entwicklung d. Amphibiennieren. Heidelberg 1877. — Derselbe, Zur vergl. Anat. u. Entw. der Excretionsorgane d. Vertebraten. Leipzig 1878. — Gasser, Beob. ü. d. Entst. d. Wolff'schen Ganges b. Embryonen v. Hühnern und Gänsen in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV, S. 459. — His, Beob. ü. d. Bau des Säugethiereier-

stockes in M. Schultze's Arch. Bd. I, 1865. — Jacobson, Die Oken'schen Körper oder die Primordialnieren. Kopenhagen 1830. — Kapf, in Müll. Arch. 1872. — Kobelt, Der Nebeneierstock d. Weibes. Heidelb. 1867. — Köl-liker, Ueber d. Entw. d. Graaf'schen Follikel d. Säugethiere in Würzb. Verh. Bd. VIII, 1874. — Kowalewsky, R., Die Bildung der Urogenitalanlage b. Hühnerembryonen. Warschau 1875 (s. Hoyer in Jahresber. f. Anat. u. Phys. 1875). — Lieberkühn, Ueber die Allantois und die Nieren von Säugethierembryonen in Marburger Ber. No. 1. 1875. — Meyer, Fr., Beitr. z. Anat. d. Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien in Sitzungsber. der Leipz. nat. Ges. 1875, S. 38 und über die Nieren v. Petromyzon in Med. Centralblatt 1876 No. 2. — W. Müller, Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen in Jenaische Zeitschr. Bd. IX, 1875. — Pye, W., Observ. on the development and struct. of the Kidney in Journal of Anat. and Phys. IX. — Riedel, B., Entwickl. d. Säugethierniere in Unters. aus d. anatom. Instit. in Rostock 1874. S. 38. — Roth, Die ungestielte und Morgagni'sche Hydatide in Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Bd. II. — Schweigger-Seidel, Die Niere des Menschen und der Säuger, Halle 1865 und Zur Entwicklung des Praeputium in Virch. Arch. Bd. 37. — Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen u. s. Bedeutung f. d. übr. Wirbelthiere in Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institute in Würzburg Bd. II 1875. — Sernoff, in Centralblatt f. d. med. Wiss., Juni 1874 (Müll. Gang). — Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien in Arbeiten aus dem Würzb. zool.-zoot. Inst. Bd. III und Würzb. Verh. N. F. Bd. X. — Thayssen, Ad., Die Entw. d. Nieren in Med. Centralbl. 1873, pag. 593. — Waldeyer, Ueber die sogenannte ungestielte Hydatide in Arch. f. mikr. Anat. XIII.

Zusätze und Berichtigungen.

§§ 2—4. Geschichte der Embryologie.

S. 13. Man vergleiche: Waldeyer, Gedächtnissrede auf v. Baer in den Ber. d. Münchner Naturforscherversammlung 1877.

S. 28. Literatur:

a) Mensch.

Henke, W., Zur Anatomie des Kindesalters in Handbuch der Kinderkrankheiten von Gerhardt. Bd. I, S. 225—302. Vorzügliche Darstellung der postembryonalen Umgestaltungen des Skelettes. Ausserdem sind den Gefässen und Eingeweiden 8 Seiten gewidmet.

b) Säugethiere.

Bischoff, Th. L. W., Historisch-kritische Bemerkungen zu den neuesten Mittheilungen über die erste Entwicklung des Säugethiereies, München 1877.

van Beneden, Ed., La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères (Lapin) in Bullet. de l'Acad. royale de Belgique 1875, pag. 686—736.

Schäfer, E. A., A contribution to the history of development of the guinea-pig (Meerschweinchen) in Journ. of Anat. and Phys., Vol. X. pag. 772.

Hensen, V., Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens in Zeitschr. f. Anat. und Entwickl. Bd. I. 1876.

d) Amphibien.

Kupffer, C. und Benecke, B., Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien, Königsberg 1878.

e) Fische.

van Bambeke, Ch., Rech. s. l'Embryologie des poissons osseux. Brux. 1875.

His, W., Neue Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen in Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Bd. I. Leipzig 1877.

——, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Salmen) in Arch. f. Anat. u. Entw. Anat. Abth. 1878, S. 181.

Klein, E., Observat. on the early development of the common trout in Quart. Journ. of micr. science. Vol. XVI. 1875.

Balfour, F. M., in Journal of anatomy and phys. Vol. XI und The development of the Elasmobranch fishes. 1878.

Kupffer, C., Ueber Laichen und Entwicklung des Ostseeheringes. Berlin 1878.

§ 6. Von dem unbefruchteten Eie.

Lindgren, Hj., Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der *Zona pellucida* des Säugethiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung von Granulosazellen in das Ei im Arch. f. Anat. u. Phys für 1877. Anatomische Abth. S. 334.

Kolessnikof, N., Ueber die Eientwicklung bei Batrachiern und Knochenfischen im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15, S. 382.

Brandt, Al., Ueber das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.

Brandt nimmt an, dass das Keimbläschen die primäre Eizelle, jeder Dotter eine secundäre Umlagerung sei und dass ersteres durch Theilung die primären Embryonalzellen erzeuge, durch welche Aufstellung er sich mit allen neueren Erfahrungen in Widerspruch setzt.

Lindgren vertheidigt namentlich das Eindringen von Granulosazellen in das Ei der Säugethiere und schreibt denselben einen wesentlichen Antheil an der Ernährung und dem Wachsthume desselben zu, geht aber in dieser Beziehung, wie mir scheint, viel zu weit, indem er auch seltene zweideutige Fälle, wie sie seine Fig. 1 darstellt, und die von Pflüger (S. 76) beschriebenen abnormen Fälle heranzieht und zufälligen Vorkommnissen zu viel Werth beilegt. Wenn eine Einwanderung von Granulosazellen beim Säugethiereie eine grössere Rolle spielte, so müsste dieselbe häufig und leicht zur Beobachtung kommen, was nicht der Fall ist. Wie weit Lindgren geht, beweist auch, dass er die *Globules polaires* als eingewanderte Granulosazellen deutet und als zweites Dotterelement dem Nebendotter des Vogeleies vergleicht, das möglicher Weise die Bedeutung eines Nebenkeimes im Sinne von His habe! — In vollem Gegensatze zu diesem Autor erklärt Kolessnikof, dass das Eintreten von Zellen in den Dotter nur eine untergeordnete Bedeutung habe und dass derselbe wesentlich von den Granulosazellen abgesondert werde.

Noch bemerke ich, dass E. v. Beneden in der im folgenden § citirten Arbeit die Annahme einer Micropyle im Säugethiereie zurückgenommen hat, wogegen Lindgren eine solche in Einem Falle gesehen zu haben glaubt.

Zu Seite 49 bemerke ich, dass Eimer, mündlichen Mittheilungen zufolge, seine Angaben aufrecht erhält.

§§ 7 und 8. Entwicklungsvorgänge im befruchteten Eie, Furchung.

Seit dem Erscheinen der ersten Abtheilung dieses Werkes sind zahlreiche Beobachtungen über die Vorgänge im reifen Eie vor und nach der Befruchtung veröffentlicht worden, durch welche unsere Anschauungen über diese Erscheinungen eine gänzliche Umgestaltung erfahren haben. Die wichtigsten dieser Arbeiten sind folgende:

Hertwig, O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies in Gegenbaur's Morph. Jahrb. Bd. I, 1876, S. 347; Bd. III, 1877, S. 1 und 271; Bd. IV, S. 177.

van Bambeke, Ch., Recherches sur l'Embryologie des Batraciens. Bruxelles 1876.

Bütschli, O., Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizellen, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien in Abh. d. Senckenberg'schen naturf. Gesellschaft Bd. X. 1876.

Auerbach, L., Zelle und Zellkern, Bemerkungen zu Strasburger's Schrift: »Ueber Zellbildung und Zelltheilung in Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. II, Hft. 1 1855.

van Beneden, E., Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire in Bull. de l'Acad. de Belgique II Ser. T. 51. 1876. Ferner die bei § 4 der Zusätze citirte Arbeit.

Fol, H., Sur le commencement de l'Hénogenie (= Ontogenie) in Arch. d. sc. phys. et natur. de Genève. T. LVIII. und Mémoires T. XXVI.

Selenka, E., Beob. ü. d. Befrucht. u. Theil. d. Eies an Toxopneustes variegatus in Erlang. Sitzungsber. Heft 10, 1877.

Calberla, E., Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri in Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 30.

Giard, Nôte sur les premiers phénomènes du développement de l'oursin 1877.

Hensen, Siehe die bei § 4 citirte Arbeit.

Indem ich mit Hinsicht auf Einzelnheiten auf diese Arbeiten vor Allem auf Fol's letzte Schrift und zwei gute zusammenfassende Darstellungen von F. M. Balfour (On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum in Quart. Journ. of micr. sc. April 1878) und H. v. Jhering (Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung nach d. gegenw. Stande d. Wissensch. Leipzig 1878) verweise, hebe ich hier nur die wichtigsten der neuen Funde hervor.

Das Keimbläschen des reifen Eies vergeht nicht ganz, wie im Texte dieses § mit der Mehrzahl der Forscher angenommen wurde, vielmehr erhält sich ein Theil desselben und bildet den sogenannten Eikern (Hertwig), wie O. Hertwig entdeckte, nachdem bereits E. van Beneden vermuthungsweise im Kaninchenei denselben Theil als »vom Ei gebildeten Vorkern« (*Pronucleus central*) bezeichnet hatte. Hierbei ergeben sich eigenthümliche Umgestaltungen desselben, die noch nicht nach allen Seiten hinreichend erkannt sind, aber im Wesentlichen auf Folgendes herauslaufen. Erstens rückt das Keimbläschen an die Oberfläche des Eies und schwindet die Membran desselben. Zweitens wandelt sich der Inhalt desselben, wie O. Hertwig in seiner letzten Arbeit unzweifelhaft dargethan hat, in einen spindelförmigen gestreiften Körper, Richtungsspindel (Bütschli) um, an dessen Enden die im Texte schon geschilderte radiäre Anordnung des umgebenden Dotters auftritt, so dass eine karyolytische Figur (Auerbach) oder ein Doppelstern (*Amphiaster*, Fol) erscheint, wie sie auch später bei der Furchung sich zeigen und im Texte schon besprochen wurden. Hier hat jedoch der Doppelstern scheinbar eine ganz andere Bedeutung, denn es rückt die eine Hälfte desselben wie aus dem Dotter heraus und tritt in eine warzenförmige Hervorwölbung von dessen Protoplasma ein, um dann bald sich ganz abzulösen. Der abgelöste Theil ist nichts anderes als ein Richtungskörper oder ein Richtungsbläschen (*Globule polaire*), wie sie im Texte (S. 54) erwähnt und in Fig. 5 und 6 abgebildet sind. Finden sich zwei solche Körper, wie im Seesterneie, so wiederholt sich, wie Fol gezeigt hat, der Vorgang der Abschnürung eines Theiles der Richtungsspindel noch einmal. Aus dem Reste dieser oder des Amphiaster entsteht

dann der oben genannte Eikern oder der weibliche Vorkern, der hierauf langsam gegen die Mitte des Dotters rückt.

Mit diesem Eikerne oder weiblichem Elemente vereint sich nun ein zweites Gebilde, das aus einem in den Dotter eingedrungenen Samenfaden entsteht und den Namen Spermakern (Hertwig) oder männlicher Vorkern (Pronucleus mâle Fol) erhalten hat und beide zusammen bilden den ersten Furchungskern oder den ersten Kern des werdenden Geschöpfes. Diese wichtigen Thatsachen wurden erst nach und nach durch die Bemühungen vieler Forscher gewonnen. Ohne auf frühere Erfahrungen, welche das Eindringen von Samenfäden durch die Eihüllen bis zum Dotter darthun, zurückzukommen, erwähne ich nur, dass Weil und Hensen die ersten waren, die bei Säugethieren die Samenfäden im Dotter beschreiben und dass Fol zuerst an Eiern von *Asterias glacialis* das Eindringen selbst unter dem Mikroskope beobachtet hat. Die Entstehung des Kernes der ersten Furchungskugel ferner durch Verschmelzung von zwei kernartigen Körpern wurde beobachtet, bevor die Bedeutung dieser Kerne als männlicher und weiblicher Bildungen bekannt war und zwar durch Warneck, Bütschli, Auerbach und van Beneden, von denen jedoch bereits der Letztere als Vermuthung aussprach, was wir jetzt als richtig kennen. Hierauf erkannte O. Hertwig die Entstehung des weiblichen Vorkerns und leitete den von ihm sogenannten Spermakern mit Wahrscheinlichkeit von einem Samenfaden ab, was dann durch Fol zuerst wirklich bewiesen wurde. Nach Fol dringt bei Asterias unter normalen Verhältnissen immer nur Ein Samenfaden in den Dotter, verliert daselbst seinen Faden, der sich auflöst und wandelt sich mit dem Körper in den *Pronucleus mâle* um, welcher durch Aufnahme von Dottertheilen, wie Fol annimmt, wächst, eine sternförmige Figur um sich erzeugt und gegen den weiblichen Vorkern zu sich bewegt. Dieser bleibt ruhig, bis der männliche Kern in einer gewissen Nähe desselben angekommen ist, worauf er ebenfalls und zwar rasch demselben entgegenkommt und mit ihm verschmilzt.

Von Einzelnheiten erwähne ich nun noch folgende:

Fol findet, dass bei *Asterias* normal nur Ein Samenfaden in den Dotter dringt, worauf letzterer sofort mit einer Dotterhaut sich umgibt, die das Eindringen weiterer Fäden verhindert, und auch Selenka hält das Eindringen von Einem Faden wenigstens für die Regel. Weitere Untersuchungen werden ergeben, wie diese Verhältnisse bei anderen Thieren und besonders bei den Säugern sich gestalten, bei denen bekanntlich mit Leichtigkeit viele Samenfäden durch die *Zona* dringen.

Die Entstehung des männlichen Vorkerns anlangend, so behauptet Selenka, dass derselbe aus dem Mittelstücke und nicht aus dem Kopfe des Samenfadens entstehe, in welcher Beziehung ich auf die Beobachtungen Hensen's aufmerksam mache (l. c. S. 238 u. flgde.), denen zufolge die Körper der Säugethiersamenfäden im Dotter anschwellen und körnig werden.

Richtungsbläschen kommen, wie es scheint, bei den Arthropoden nicht vor und macht Balfour mit Rücksicht hierauf auf den Umstand aufmerksam, dass bei diesen Thieren die *Parthenogenesis* weit verbreitet ist. v. Jhering steht auf einem verwandten Standpuncte, wenn er sagt, dass die Entfernung eines Theiles des Keimbläschens durch die *Globules polaires* lediglich ein Mittel sei, durch welches das allzu bedeutende Ueberwiegen des weiblichen Kernmateriales gegenüber dem männlichen Vorkerne verhindert werde.

Endlich erwähne ich noch, dass bei gewissen Thieren die Umwandlungen des Keimbläschens, die Bildung der *Globules polaires* und des Eikerns vor der Befruchtung eintreten, bei andern nach derselben.

Wie jeder einsieht, ist durch die geschilderten erfolgreichen Bemühungen, vor Allem von O. Hertwig und Fol, die erste sichere Grundlage für die Erkenntniss der Befruchtungsvorgänge gewonnen und wird die nun erkannte Thatsache, dass männliches und weibliches materielles Substrat bei der geschlechtlichen Zeugung mit einander verschmelzen, d. h. sich mengen, den Ausgangspunct für alle weiteren Forschungen und Erwägungen abzugeben haben. Wenn, wie ich seit Langem behaupte und immer noch festhalte, die Samenfäden die Bedeutung von Kernen haben, so bestände die Befruchtung in der Vereinigung (von Theilen) eines männlichen Kernes, des Samenfadens, und eines weiblichen Kernes, des Keimbläschens. —

Mit Bezug auf die Furchung selbst kommen alle neueren Untersuchungen immer mehr darauf hinaus, dass, wie es bereits in der Anmerkung zu diesem § angegeben wurde, die Kerne vor der Theilung der Kugeln sich nicht wirklich auflösen, sondern unter Bildung von Doppelsternen theilen.

§§ 9 und 10. Erste Entwicklung des Hühnerembryo, Keimblätter.

Folgende neue Arbeiten behandeln die Entstehung der Keimblätter beim Hühnchen:

His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen in Zeitschr. f. Anat. und Entw. I. 1875.

——, Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo I. in Arch. f. Anat. u. Phys. 1877. Anat. Abth. S. 112.

Disse, J., Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnereie in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV, S. 67.

Rauber, A., Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.

——, Primitivrinne und Urmund, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte des Hühnchens in Morph. Jahrb. v. Gegenbaur. Bd. II, S. 550.

Gasser, Ueber den Primitivstreif bei Vogelembryonen in den Marburg. Sitzungsber. 26. Oct. 1877.

Unter diesen Abhandlungen verdienen die von His bei weitem die erste Beachtung und hebe ich vor Allem den grossen Werth der Untersuchungen der zweiten Abhandlung dieses Forschers hervor, in welcher derselbe eine Reihe Stufen des Hühnerkeimes möglichst genau topographisch untersucht und gemessen hat. Aus einer grösseren Zahl solcher mühevoller Untersuchungen werden sich schliesslich die Wachsthums- und Bildungsgesetze der Keimscheibe und des Embryo sicherer bestimmen lassen als durch allgemeine Erwägungen mathematischer Art und betrachte ich gerade diese Untersuchungsreihe von His als eine Zustimmung zu dem von mir aufgestellten Satze S. 396—98, dass die Gestaltungen der Keimhaut und des Embryo in erster Linie von Veränderungen an den Elementartheilen derselben abhängen.

Einzelnheiten anlangend, so hat sich His besonders in seiner zweiten Arbeit meinen Darstellungen über den Keimwulst oder Randwulst des Blastoderma so weit angeschlossen, dass ich mich der Hoffnung hingeben darf, dass die noch bestehenden Differenzen sich auch noch werden ausgleichen lassen. His anerkennt jetzt einen aus rundlichen Zellen bestehenden dicken Randwulst des Entoderma der Keimhaut und lässt nun nicht mehr protoplasmatische Fortsätze der Keimhaut die Elemente des weissen Dotters umwachsen, vielmehr gibt er zu (2. Abth. S. 136), dass diese Ele-

mente von den Zellen eines Theiles des Randwulstes aufgenommen werden. Nachdem diess geschehen, sollen die Keimwulstzellen unter Verwischung ihrer Grenzen ineinanderfliessen und hierauf in einer Weise, die in der ersten Abhandlung auseinandergesetzt ist, die weissen Dotterkugeln endogen Zellen bilden, welche als parablastische das Blut und die Bindesubstanz liefern. — Ich läugne nach wie vor, dass irgend ein Theil des Randwulstes an der Blutbildung sich betheiligt und kann auch nicht umhin, die neuen Beschreibungen und Abbildungen von His, welche die erwähnten endogenen Zellenbildungen darthun sollen, als sehr wenig beweisend zu bezeichnen.

In seiner zweiten Abhandlung hat His auch dem mittleren Keimblatte seine Aufmerksamkeit zugewendet und neigt er sich jetzt der Ansicht zu, dass dasselbe z. Th. als Abzweigung des primitiven unteren Blattes, z. Th. durch eine Wucherung des Ectoderma entstehe. Zur ersten Aufstellung kommt His aus dem Grunde, weil er an jungen Keimhäuten vor dem Entstehen des Primitivstreifens an bestimmten Stellen schon drei Blätter findet, von denen das intermediäre innigere Beziehungen zum Entoderma zeigt. His glaubt, dass meine Unkenntniss dieses früheren Auftretens einer intermediären Schicht mich an der richtigen Auffassung der Entwicklung des Mesoderma gehindert habe; ich erlaube mir jedoch zu bemerken, dass diese Verhältnisse mir keineswegs so unbekannt geblieben sind, wie His annimmt, nur habe ich die intermediäre Schicht von His als Theil eines mehrschichtigen Entoderma aufgefasst und nicht als besondere Lage und bin ich auch jetzt noch nicht überzeugt, dass diese Betrachtungsweise nicht richtiger ist, als die von His. Man erwäge folgendes. Aus der Furchung geht beim Hühnchen ein Keim hervor, der anfänglich auch in der Mitte aus vielen Zellenlagen besteht, wie Götte, Oellacher und ich diess gefunden haben (s. S. 77, 78). Selbst zu einer Zeit, wo das Ectoderma schon zu erkennen ist, findet man bei Eiern aus dem untersten Theile des Uterus oder eben gelegten Eiern die untere Keimschicht oft mehrschichtig und habe ich in meinen Figg. 14, 24 und 25 solche Keimhäute abgebildet. Ich habe nun angenommen, dass solche mehrschichtigen inneren Keimhäute nach und nach einschichtig werden dadurch, dass ihre Zellen sich richten und zu einer einzigen Lage sich ausbreiten, ebenso wie später am Keimwulste und früher an dem Haufen der Furchungskugeln eine solche Richtung statt hat und finde auch jetzt für einmal keinen Grund von dieser Auffassung abzugehen und mit His eine theilweise Spaltung des ursprünglichen inneren Keimblattes in zwei anzunehmen. Sei dem wie ihm wolle, so ist auf jeden Fall so viel sicher, dass im Bereiche des Randwulstes keine intermediäre Lage im Sinne von His besteht und drei Schichten erst von der Zeit an auftreten, wo die vom Primitivstreifen aus sich entwickelnde Mesodermaschicht in den Bereich der *Area opaca* einwächst. Ueberhaupt hat His, wenn auch nicht übersehen, doch nicht betont, dass die vom Primitivstreifen aus sich bildende intermediäre Schicht, die ich Mesoderma heisse, als zusammenhängende Platte mit freiem Rande erst über den Bereich der *Area pellucida*, dann über den der *Area opaca* sich immer weiter ausbreitet, bis sie endlich den ganzen Dotter umwachsen hat und so als eine besondere Keimschicht sich darstellt.

Disse lässt das Mesoderma ganz und gar vom Entoderma sich abspalten, offenbar getäuscht durch unvollkommene Präparate. Wer jetzt noch läugnet, dass am Primitivstreifen Ectoderma und Mesoderma verbunden sind, wird wenig Glauben finden.

Rauber hat eine frühere an Götte sich anschliessende Ansicht, dass das untere und mittlere Keimblatt durch einen Umschlag vom Rande her entstehe, ganz aufgegeben und nähert sich nun meinen Darstellungen und auch denen von His in hohem

Grade. Schon vor His betont er bei seinen Erörterungen über die Entwicklung des Mesoderma die intermediären Zellenmassen (S. 565) und glaubt, dass dieselben auch in die Bildung des Primitivstreifens eingehen. Nichtsdestoweniger fasst er den Haupttheil des letzteren wie ich als eine ectodermale Wucherung auf und deutet in dieser Weise vor Allem auch das hintere Ende des Streifens (Randplatte, Rauber). Im Ganzen enthält sich Rauber einer bestimmten Aeusserung über die Bildung des Mesoderma.

Mit Bezug auf den Randwulst des Entoderma nähert sich Rauber mehr der älteren Darstellung von His, doch ist ihm eigen, dass er im Dotterwalle, d. i. dem weissen Dotter, unter dem Randwulste freie Kerne beschreibt und abbildet (Taf. XXXVII, Fig. 4), deren Vorkommen ich nicht anerkennen kann.

In Betreff des Mesoderma des Säugethiereies, das unzweifelhaft eine neue Bildung ist, vergleiche man die Zusätze zu den §§ 19 und 20.

§ 18. Innere Ausbildung des Hühnerembryo.

In Betreff der Bildung der Spinalganglien, welche im Texte von den Urwirbeln abgeleitet werden, vergleiche man die neuen Darstellungen des § 41.

§§ 19 und 20. Erste Entwicklung der Säugethiere.

Ausser den bei § 4 citirten Schriften von E. v. Beneden, Bischoff, Schäfer und Hensen vergleiche man:

Rauber, Die erste Entwicklung des Kaninchens in Sitzungsber. d. Leipz. naturf. Ges. 1875. S. 103.

Schenk, Versuche über künstliche Befruchtung von Kaninchen und Meerschweinchen in seinen Mitth. 1878. S. 107.

Bischoff, Th., Ueber die Zeichen der Reife des Säugethiereies in Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1878, S. 43.

Schäfer, E. A., Description of a Mammalian Ovum in an early condition of development in Proc. Royal Soc. 1876. No. 168.

Unter diesen neuen Arbeiten verdienen die von E. v. Beneden die erste Erwähnung, weil sie die Furchung des Säugethiereies in einem ganz neuen Lichte darstellen und dasselbe am Ende des Vorganges als eine modificirte *Gastrula* erscheinen lassen, die v. B. »*Metagastrula*« nennt. Nach E. v. Beneden sind schon die beiden ersten Furchungskugeln des Kaninchens verschieden gross und auch sonst etwas verschieden beschaffen (die kleinere Kugel ist etwas weniger durchscheinend, färbt sich dunkler in Osmiumsäure und Picrocarmin und in letzterer Flüssigkeit auch rascher) und sollen von der grösseren (*globe ectodermique*) alle Ectodermazellen, von der kleineren (*globe entodermique*) alle Entodermazellen abstammen. Im Laufe der Entwicklung theilen sich nun die ectodermatischen Furchungskugeln rascher als die anderen und kommen letztere nach und nach in die Mitte des Gesammthaufens der Kugeln zu liegen mit Ausnahme einer Stelle, wo sie anfangs zu 1—3 an der Oberfläche liegen und wie einen Pfropf bilden. Diese Stelle vergleicht v. B. mit dem Rusconi'schen Anus des Batrachiereies, oder dem *Blastoporus* von Ray Lankester (dem Urmund von Rauber) und veranlassten ihn diese Verhältnisse, das gefurchte Säugethierei mit einer invaginirten *Blastula* oder einer Invaginationsgastrula zu vergleichen. Wäre diese Vergleichung richtig, so würde die Keimblase der Säugethiere auf die Urformen der niederen Wirbelthiere sich zurückführen lassen, was bis jetzt nicht möglich war und

verdienen aus diesem Grunde die Angaben von E. v. B. alle Beachtung und eine eingehende Würdigung.

Ich habe in den letzten beiden Sommern, seit dem Erscheinen der Arbeit von v. Beneden, eine Anzahl Kaninchen auf die Dotterfurchung untersucht, ohne für einmal eine Bestätigung der Schilderungen von v. B. zu finden. Doch will ich, da dieser Forscher auf eine grössere Menge von Beobachtungen sich stützt, für einmal kein bestimmtes Urtheil pro oder contra abgeben, sondern einfach eine Reihe von Thatsachen und Verhältnissen hervorheben, die bei ferneren Untersuchungen zu beachten sein werden.

a. Im ersten Furchungsstadium sind die beiden Kugeln in der Regel, wie v. B. angibt, dem Anscheine nach verschieden gross, doch lässt sich ohne genaue Messung ihrer verschiedenen Dimensionen ein bestimmtes Urtheil nicht fällen und geht aus den Angaben von v. B. nicht hervor, ob er dieses Moment berücksichtigt hat. So fand ich in einem Falle die eine Kugel 98 μ lang und 83 μ dick, die andere 129 μ lang, aber nur 79 μ dick. In einem zweiten Falle waren die betreffenden Zahlen entsprechend v. B.'s Aufstellung 106 : 64 μ und 116 : 72 μ. An sechs Eiern mit je zwei Kugeln, an denen ich nur die Längen derselben mass, ergaben sich bei einem ersten Kaninchen die Proportionen 104 : 114 μ; 96 : 127 μ; 106 : 110 μ, bei einem zweiten Thiere 94 : 103 μ; 91 : 94 μ; 123 : 129 μ.

b. Bei vier Kugeln sind die zusammengehörenden Kugeln durchaus nicht immer gleich gross und auch die eine Gruppe nicht immer grösser oder kleiner als die andere. So mass ich in einem Falle bei kreuzweise gestellten Kugeln:

	Länge.	Dicke.
Kugeln der Gruppe a)	87 μ	64 μ
	83 μ	60 μ
Kugeln der Gruppe b)	83 μ	61 μ
	89 μ	?

c. Bei acht, zwölf und sechzehn Kugeln sind die Kugeln verschieden gross, im letzteren Falle z. B. zwischen 41 und 51 μ schwankend, doch war es mir unmöglich, eine gesetzmässige Vertheilung der beiderlei Kugeln zu finden.

d. In den späteren Stadien ist es unzweifelhaft, dass im Innern des Kugelhaufens vorwiegend grössere Kugeln liegen und wird diese Thatsache um so auffallender, je mehr man dem Stadium der Bildung der Keimblase sich nähert. Ist diese einmal in der Anlage begriffen, so sind dann, wie ja Bischoff schon seit langem dargestellt hat, die Unterschiede der beiderlei Elemente sehr auffallend.

Alles zusammengenommen berechtigen meine bisherigen Erfahrungen nur zu dem Schlusse, dass die inneren Kugeln beim Säugethiereie langsamer sich furchen als die äusseren und da dieselben, wie wir wissen, das Entoderma bilden, so lassen sie sich mit den tieferen Furchungskugeln des Hühnerkeimes oder des Fischkeimes vergleichen und die Säugethierkeimblase als ein Hühnerkeim ansehen, bei dem das Entoderma sehr früh vom Ectoderma umwachsen wurde. Die Höhle der Keimblase wäre in diesem Falle der Höhle des Darmdottersackes des Hühnerembryo homolog.

In Betreff der Bildung der Keimblätter der Säugethiere meldet E. v. Beneden, dass das Mesoderma eine Abspaltung einer primitiven inneren Keimschicht sei, welche letztere, wie im Texte angegeben wurde, aus den inneren Furchungskugeln, die wir die entodermatischen nennen wollen, hervorgeht. Diese Behauptung des verdienstvollen Forschers ist ganz bestimmt irrig. v. B. hat die entodermatischen Furchungskugeln nicht lange genug verfolgt, sonst hätte er sich überzeugt, dass dieselben

aus einer anfangs mehrzelligen Schicht ganz allmälig in eine einzellige übergehen und dass zur Zeit der Bildung des Embryonalfleckes die Keimblase in der Gegend desselben überall doppelblätterig und nirgends dreiblätterig ist, wie ich diess in der Fig. 152 und im Texte dargestellt habe und wie diess auch Hensen und Lieberkühn angeben. Ferner entwickelt sich auch das mittlere Keimblatt des Kaninchens nicht in der Mitte des Embryonalfleckes, wie E. v. B. behauptet, sondern zur Zeit der Bildung des Primitivstreifens am hinteren Ende der tache embryonnaire und wäre man daher wohl berechtigt, das harte Urtheil, das v. B. über Götte fällt (pag. 727), auf ihn selbst anzuwenden.

Seit der Herausgabe des ersten Theiles dieses Werkes habe ich nun auch selbst das Schicksal der entodermatischen Furchungskugeln beim Kaninchen verfolgt und alles Wesentliche zu bestätigen vermocht, was Coste und Hensen angegeben (s. d. Text § 19). Der Uebergang der Entodermaplatte aus einer mehrschichtigen Lage in eine einschichtige findet bei Keimblasen zwischen 0,49 und 0,62 mm statt und fand ich dieses Stadium an den 5 Eiern eines Kaninchens, die oben im Uterus lagen, deutlich ausgesprochen. Die kleinste Keimblase von 0,494 mm besass eine scheibenförmige Entodermaplatte von 0,247 mm Durchmesser und 0,014 mm Dicke in der Mitte, die hier mindestens aus 2—3 Schichten abgeplatteter Zellen bestand, während der Rand derselben einschichtig war und mehr rundliche und selbst isolirt liegende Zellen zeigte, die vereinzelt auch an der tiefen Fläche der Platte vorkamen. An der grössten Keimblase von 0,627 mm war die Entodermaplatte 0,3 mm gross und ganz und gar einschichtig und nicht dicker als 0,004 mm, während die übrigen 3 Keimblasen, von denen zwei 0,61 mm und eine 0,57 mm mass, Zwischenformen zeigten. Eiweiss und Zona massen an der grösseren dieser Keimblasen 0,0072 mm und bemerke ich noch, dass die Zellen des Entoderma kleiner waren als die Elemente des Ectoderma und etwas mehr dunkle Körnchen enthielten.

Auch Schäfer und Rauber beschreiben entgegen E. v. Beneden einen doppelblättrigen Zustand der Keimblase von Säugern aus einer Zeit, in welcher das Entoderma ganz gut ausgebildet ist. Die von dem ersten Autor abgebildete Keimblase der Katze besass schon eine Embryonalanlage in Gestalt einer verdickten Stelle des Ectoderma, die sogar mehrschichtig war und zeigte an der entsprechenden Stelle des Entoderma an einigen Stellen auch zwei Zellen in der Dicke. Die feine Haut, die beide Lagen schied (*Membrana limitans hypoblastica* Schäfer) und Hensen's *Membrana prima* (l. s. c. Fig. 19) sind dasselbe. Der grosse Zwischenraum zwischen der Ectoderma- und Entodermablase, den Schäfer fand, ist unzweifelhaft nicht natürlich.

Rauber beschreibt an der Embryonalanlage von 1,25 mm grossen Keimblasen von Kaninchen aussen am Ectoderma eine besondere Deckschicht von spärlichen, weit abstehenden, sehr platten Zellen, die an Eiern von 6 mm nicht mehr vorhanden sei und die er vermuthungsweise mit der äussersten Ectodermalage der niedern Wirbelthiere vergleicht. Ich kann diese Lage nach Ansicht von Präparaten Rauber's bestätigen und finde auch seine Deutung nicht ungerechtfertigt.

Schenk hat an künstlich befruchteten Säugethiereiern eine Reihe von Veränderungen gefunden, welche nach Bischoff ganz mit denen übereinstimmen, welche man an unbefruchteten, völlig reif aus dem Eierstocke ausgetretenen Eiern ebenfalls wahrnimmt.

Mit Hinsicht auf mehrere Aeusserungen der neuesten Zeit betone ich hier noch einmal, wie im Texte, dass die Entstehung des Entoderma und die Bildung der Embryonalanlage nichts mit einander zu thun haben. Die eben gebildete Entodermaplatte ist nicht Fruchthof, nicht Embryonalanlage, nicht der an Keimblasen einer ge-

wissen Grösse sichtbare weisse Fleck, sondern es entsteht dieser einzig und allein durch eine Verdickung des Ectoderma infolge eines Grösserwerdens seiner Elemente.

§ 25. Erste Entwicklung des Menschen.

Krause, W., Ueber die Allantois des Menschen in Müll. Arch. 1876, S. 204.

Hensen, V., Beitrag zur Morphologie der Körperform und des Gehirns des menschlichen Embryo in Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1877.

Breus, Ueber ein junges menschliches Ei in Wiener med. Wochenschrift 1877, S. 502.

Beigel, H. und Löwe, L., Beschr. e. menschlichen Eies aus der 2. bis 3. Woche d. Schwangerschaft in Arch. f. Gynäkologie. Bd. XII, Heft 3.

Ahlfeld, Fr., Beschreib. e. sehr kleinen menschlichen Eies in Arch. f. Gynäkol. Bd. XIII, Heft 2.

Die drei letzten Autoren beschreiben rings mit Zotten besetzte Eier ohne nachweisbaren Embryo. An allen scheint innerhalb einer epithelialen Lage noch eine bindegewebige Schicht vorhanden gewesen zu sein, die nur von der Allantois abstammen kann, weshalb mit Ahlfeld anzunehmen ist, dass in derselben der Embryo zwar angelegt wurde, aber nachher zerfiel. Das Ei von Beigel und Löwe enthielt im Innern blasenförmige Bildungen, die keinerlei Deutung zulassen und in keinem Falle normal sind. Krause glaubt immer noch, dass er wirklich einen Embryo mit freier Allantois beobachtet habe (s. d. Text S. 306). Ich bleibe dabei, dass Embryonen von der Grösse und Entwicklung des von Krause beschriebenen einen Nabelstrang und somit keine freie Allantois besitzen, wenn auch möglicherweise meine Deutung der Krause'schen Blase *a* nicht die richtige war. Dieselbe könnte auch eine pathologische Bildung sein, denn gut gebildet ist der Krause'sche Embryo nicht, wie am besten auch die Vergleichung mit dem zierlichen, kleineren (4,5 mm) und schon mit einem Nabelstrange versehenen Embryo von Hensen zeigt.

§§ 26—28. Eihüllen des Menschen.

Langhans, Th., Untersuchungen über die menschliche Placenta in Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1877, S. 188.

Leopold, G., Die Uterusschleimhaut während der Schwangerschaft und der Bau der Placenta. Leipzig 1877.

Stutz, G., Der Nabelstrang und dessen Absterbeprocess in Arch. f. Gynäkol. Bd. XIII. Erlanger Diss.

Conrad und Langhans, Tubenschwangerschaft, Ueberwanderung des Eies in Arch. f. Gynäk. Bd. IX.

Hotz, Anna, Ueber das Epithel des Amnion. Dresden 1878. Berner Diss.

Zuntz, Ueber die Quelle und Bedeutung des Fruchtwassers in Pflüger's Arch. Bd. XVI.

Ahlfeld, F., Die Beschaffenheit der Decidua ein Zeichen der Reife oder Frühreife der Frucht in Centr. f. Gynäk. 1878. No. 10.

Ercolani in den Abh. d. Akad. i. Bologna für 1876/77.

Sinéty in Archives de physiol. 1876, pag. 342.

Langhans hat eine sehr sorgfältige Untersuchung der Eihüllen geliefert, die zwar in Vielem mit der von mir im Texte gegebenen Beschreibung übereinstimmt, aber doch auch in wichtigen Puncten abweicht. Das lamellöse Gewebe an der Uterin-

fläche des *Chorion frondosum* (s. o. S. 350) nennt Langhans canalisirtes Fibrin und lässt dasselbe zum Theil vom mütterlichen Blute, zum Theil aber auch durch Umwandlung einer subepithelialen Zellenschicht des *Chorion* entstehen. Ferner betrachtet Langhans die Lage, die ich als Epithel des *Chorion laeve* auffasse (S. 330 Anm.), als mütterliches Gewebe. Die Hauptabweichung aber liegt in der Auffassung der Placenta, indem, wenn ich Langhans recht verstehe, derselbe die von mir auf den 3.—4. Monat verlegte innige Durchwachsung von mütterlichem und fötalem Gewebe läugnet und im Innern der Placenta bis zur Mitte der Schwangerschaft kein mütterliches Gewebe statuirt mit Ausnahme von insulären Knötchen, die zwischen den Zotten, namentlich an der Oberfläche der Bäumchen, in der Tiefe der Placenta und selbst am *Chorion* sich finden. Nichts destoweniger nimmt Langhans mütterliches Blut in den intervillösen Räumen an und lässt dasselbe aus frei in dieselben ausmündenden Gefässen der *Pl. uterina* kommen, freilich ohne zu erklären, wie solche Eröffnungen der Gefässe entstehen. Gegenüber dieser Darstellung habe ich zu betonen, dass meine Hypothese von der Bildung der Placenta durch eine Durchwachsung der Uterinschleimhaut und des *Chorion frondosum* und einer secundären Zerstörung des mütterlichen Gewebes sich wesentlich auf die umfassenden Untersuchungen und Abbildungen von Coste stützt, die Langhans, was mir nicht begreiflich ist, nicht eingesehen und nicht verwerthet hat. Wenn Langhans nachzuweisen vermag, dass die von Coste abgebildeten Wucherungen der *Placenta uterina* (der Name *Serotina* dürfte jetzt doch wohl aufzugeben sein) im 2. und 3. Monate, welche die Zottenbüschel immer mehr umfassen, nicht vorhanden sind, so wird seine Hypothese eher discutirbar sein. Vorläufig aber habe ich keinen Grund, Coste zu misstrauen.

Leopold gibt vor Allem genaue Beschreibungen der *Mucosa uteri* in den verschiedenen Monaten der Schwangerschaft und ausgezeichnete photographische Darstellungen von Durchschnitten derselben. Bei der Tubenschwangerschaft findet Langhans in den intervillösen mütterlichen Räumen kein Blut und hat demnach hier die Placenta einen andern Bau als gewöhnlich.

A. Hotz gibt eine genaue Beschreibung des menschlichen Amnionepithels, aus der ich hervorhebe, dass das reife Amnion fast überall ein Cylinderepithel besitzt, dass die Epithelialblasen desselben entarteten Kernen entsprechen und dass das geschichtete Epithel der Nabelschnur am unteren Ende derselben meist fünf Lagen besitzt.

Ercolani hält immer noch an der unrichtigen Ansicht fest, dass das Epithel des *Chorion* in späteren Zeiten eine mütterliche Bildung sei.

Eihüllen von Thieren.

Altmann, Ueber Pigmentbildung in der Uterinschleimhaut in Marburger Sitzungsber. 1877, S. 51.

Creighton, Ch., The formation of the Placenta in the guineapig in Journ. of Anat. and Phys. Vol. XII, pag. 534.

Ercolani in der oben citirten Arbeit.

Godet, R., Recherches sur le Placenta du lapin. Neuveville 1877. Diss.

Harting, P., Het Ei en de Placenta van Halicore Dugong. Utrecht 1878 (auch in französ. Uebersetzung).

Turner, On the placentation of the Cape Ant-eater in Journ. of Anat. and Phys. Vol. X.

Die ausführlichen, unter 2 bis 6 citirten Arbeiten verdienen alle Beachtung und bedauere ich hier nicht näher auf dieselben eingehen zu können.

§ 29. Allgemeine Betrachtungen.

Ausser den früher citirten Arbeiten von His (§ 4) und v. Beneden § 19. 20), vergleiche man:

Rauber, im Med. Centralbl. 1876, S. 1.

——, Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.

——, Ueber Variabilität der Entwicklung, in Leipz. Sitzungsber. 1876, S. 40.

——, Ueber die Nervencentren der Gliederthiere und Wirbelthiere. Ebenda 1877, S. 1.

——, Primitivrinne und Urmund, in Morphol. Jahrb. Bd. II, S. 550.

——, Die Theorien der excessiven Monstra, in Virch. Arch. Bd. 71 und 73.

Balfour, A comparison of the early stages in the development of vertebrates in Quart. Journ. of micr. Sc. 1875.

Ray Lankester, Notes on the Embryology and Classification of the animal Kingdom in Quart. Journ. 1877.

Unter allen neuen thatsächlichen Errungenschaften verdienen mit Bezug auf die vergleichende Entwicklungsgeschichte und allgemeine Fragen am meisten Beachtung diejenigen, die His an Fischembryonen gewonnen hat. In seiner neuesten Arbeit über den Embryo von Salmo salar weist His genauer, als es bisher bei irgend einem Geschöpfe geschehen war, nach, dass bei den ersten Gestaltungen gewisser Thiere Zellenverschiebungen eine Hauptrolle spielen, denen auch Zellentheilungen sich anschliessen. Denn es bleibt beim Salm während der ganzen Formungsperiode, d. h. vom Schlusse der Furchungszeit bis zur vollendeten Aufreihung des Embryo, das Volumen des Keimes dasselbe. Wenn His demzufolge bei solchen Embryonen ein Massenwachsthum und ein Flächenwachsthum unterscheidet, so möchte ich die Gestaltung ohne Massenzunahme genauer dahin definiren, dass dieselbe statt hat erstens durch Umgestaltungen der embryonalen Zellen mit oder ohne Theilungen derselben, und zweitens durch active Wanderungen oder Verschiebungen der Elemente, wie sie seit Stricker und Rieneck (Archiv f. mikr. Anat. V.) von vielen angenommen worden sind. So kann ad 1) aus einer schmalen Platte von Cylinderzellen eine breite Lamelle von Schüppchen entstehen oder umgekehrt, Vorgänge, die durch das Wort Flächenwachsthum nicht genügend bezeichnet werden, während nach 2 eine Zellenkugel möglicherweise zu einer Platte oder eine Platte zu einer Kugel sich gestaltet.

Die erste Entstehung des Fischkörpers anlangend, so zeigt His, dass derselbe durch allmälige Verwachsung der Ränder des Keimes aus zwei Hälften sich anlegt, und ergibt sich nun die weitere Frage, in wie weit solche Verhältnisse im Thierreiche verbreitet sind. Eine beim Hühnchen nach dieser Richtung vorgenommene Untersuchung von His hat ergeben, »dass eine Betheiligung des Keimrandes an der Rumpfbildung des Embryo kaum zulässig erscheint« und dass auch von einer Bildung der Körperanlage durch Verwachsung von zwei Seitenhälften nichts wahrzunehmen ist.

Rauber's Bestrebungen gehen in vielen Aufsätzen wesentlich dahin, Uebereinstimmungen in der Entwicklung des Hühnchens und der niederen Wirbelthiere nachzuweisen. Wie schon im Texte angegeben, hatte Rauber mit Götte seiner Zeit die Keimschicht des Hühnchens durch einen Umschlag vom Rande her dreiblätterig werden

lassen, worauf gestützt dann Häckel die Embryonalform des Hühnchens als eine Discogastrula, entstanden durch Invagination einer Discoblastula, bezeichnete, eine Darstellung und Folgerung, gegen die ich mit Grund mich aussprechen musste. Nun hat aber Rauber seine frühere Ansicht über die Bildung des mittleren Keimblattes ganz fallen gelassen und eine neue Betrachtungsweise des Huhnerkeimes vorgeschlagen, der ich ebenfalls mich anschliessen kann, bei welcher übrigens die Auffassung von Häckel bestehen bleibt.

Die Hauptfrage dreht sich darum, ob der sich furchende Hühnerkeim eine Furchungshöhle enthält oder nicht. Nun sind allerdings von Oellacher und mir (S. m. Figg. 19 u. 22) Spalten und Lücken während der Furchung gesehen worden, allein von einer regelrechten Furchungshöhle ist doch bisher nichts wahrgenommen worden und liegt vorläufig kein genügender Grund vor, dem Hühnchen eine typische Discoblastula zuzuschreiben. Nichts destoweniger bin ich der Meinung, dass der zweiblätterige Keim des Hühnchens einer solchen homolog erachtet werden kann, und dann wäre auch der Keim in späteren Stadien gleich einer Discogastrula und die Verwachsungsstelle des Dottersackes gleich dem Urmunde, wie Rauber will, in welcher Beziehung ich noch bemerke, dass diese Stelle meinen Beobachtungen zufolge die Form eines ganz unregelmässigen Sternes hat. Die weiteren Darstellungen Rauber's, im Anschlusse an die Entwicklungsvorgänge der niedern Wirbelthiere, über die Beziehungen des Darmes zur Medullarrinne und die Bildung des Embryo aus dem Keimscheibenrande entbehren vorläufig einer thatsächlichen Basis, doch ist die Möglichkeit, dass das Hühnchen dem niedern Wirbelthiere noch näher steht, als man bisher weiss, nicht ohne Weiteres abzuweisen, und wird es gut sein, dieselbe bei ferneren Untersuchungen im Auge zu behalten.

Die Säugethiere auf die niedern Wirbelthiere zurückzuführen, ist sehr schwer. Nach v. Beneden's Schilderung, der zu Folge die entodermatischen Furchungskugeln der Gegend des von ihm geschilderten Urmundes anhaften, würde die Höhle der Keimblase weder einer Furchungshöhle, noch einer Urdarmhöhle gleichzusetzen sein, wie er selbst angibt, sondern als eine Bildung eigener Art erscheinen. Sollte dagegen die von mir oben vorgeschlagene Auffassung sich als richtig erweisen, so wäre die Säugethierkeimblase einer Discoblastula gleichwerthig, bei der das Ectoderma früh das Entoderma umwächst, und die Höhle der Keimblase wäre Urdarmhöhle. — Eine Verwachsung des Embryo aus zwei Hälften findet sich nach meinen Erfahrungen hier nicht und eine Beziehung des Darmes zur Medullarrinne in der bei den niedern Wirbelthieren vorkommenden Weise auch nicht, wenn auch die von mir im Schwanze gefundenen Verhältnisse des Darmes (S. St. 844, Fig. 520) möglicherweise als eine Art Homologon derselben angesehen werden dürfen.

§§ 30—34. Entwicklung des Knochensystems.

v. Jhering, H., Ueber den Begriff der Segmente bei Wirbelthieren nebst Bem. über d. Wirbelsäule d. Menschen, in Med. Centralbl. 1878, Nr. 9. Kurze allgemeine Betrachtungen.

Ravenel, M., Die Maasverhältnisse der Wirbelsäule und des Rückenmarks des Menschen. Leipzig 1877. Diss.

Nagel, W., Die Entwickl. d. Extremitäten der Säugethiere. Marburg 1878. Diss.

Burtscher, H., Das Wachsthum der Extremitäten beim Menschen und bei Säugethieren vor der Geburt. Leipzig 1877. Diss.

Drei fleissige, unter der Leitung von Lieberkühn und Aeby angestellte Arbeiten, von denen kein Auszug gegeben werden kann.

Götte, A., Beitr. z. vergl. Morphol. des Skelettsystemes der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge, im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV, S. 315 und 442.

Albrecht, P., Ueber d. zwischen dem *Basi-occipitale* und dem *Basi-post-sphenoid* liegende *Basioticum*, in Med. Centralbl. 1878, Nr. 32. 33.

Der Verfasser hat in gewissen, nicht näher bezeichneten Fällen beim Menschen ein besonderes *Basioticum* gefunden.

Masquelin, M. H., Recherches sur le développement du Maxillaire inférieur de l'home, in Bull. de l'Acad. de Belgique 1878, Nr. 4.

Fleissige und sorgfältige Untersuchung, die im Wesentlichen zu denselben Ergebnissen gelangt, die im Texte niedergelegt sind.

Fick, E., Ueber die Entw. d. Rippen und Querfortsätze bei den Amphibien, in Breslauer Sitzungsber. Juni 1878.

A. Bernays, Die Entw. des Kniegelenks des Menschen in Morph. Jahrb. Bd. IV, S. 403.

§§ 35—41. Entwicklung des Nervensystems.

Man vergleiche die bei § 25 citirte Arbeit von Hensen, die einige Schnitte durch junge embryonale Gehirne vom Menschen und von Säugern gibt, ferner:

G. Bufalini, Sulla struttura del midollo spinale nel feto in lo Sperimentale 1877 und 1878.

L. Löwe, Die Histogenese d. Retina u. Bem. ü. d. Histogenese d. Centralnervensystems in Arch. f. Mikr. Anat. Bd. XV, S. 596.

§§ 42—47. Auge.

Ausser der vorhin citirten Schrift von Löwe vergleiche man:

L. Löwe, Beitr. z. Anat. d. Auges in Arch. f. Mikr. Anat. Bd. XV, S. 542.

§§ 48—50. Gehörorgan.

Rauber, A., und Moldenhauer, W., Ist die Tubenpaukenhöhle Product des Vorderdarmes oder der Mundbucht, im Arch. f. Ohrenheilkunde. Bd. XIV, S. 36.

Löwe, Ueber Entstehung des knorpeligen und knöchernen Labyrinthes, in Med. Centralbl. 1878, Nr. 30.

Hunt, D., On the development of the external ear passages, in American Journal for med. Sciences, January 1877.

Rauber und Moldenhauer bestätigen durch neue Untersuchungen gegen Urbantschitsch, dass das mittlere Ohr aus dem Vorderdarme hervorgeht. Hunt wiederholt seine früheren Angaben, und Löwe beschreibt die knorpeligen ersten und zweiten Kiemenbogen als mit der knorpeligen Ohrkapsel in Verbindung stehend. Welcher von diesen die Gehörknöchelchen bildet, ist nicht gesagt, nur soviel, dass die letzteren ursprünglich alle zusammenhängen, also aus Einem Bogen hervorgehen.

§§ 51—54. Entwicklung der äussern Haut.

Riedel, B., Das postembryonale Wachsthum der Weichtheile, in Merkel's Unters. Rostock 1874, S. 84.

Creighton, Ch., Contribution to the phys. and pathol. of the breast, London 1878. und Journal of Anat. and Phys. Vol. XI 1876.

De Sinety, Rech. sur la mamelle des enfants nouveau-nés in Arch. de Phys. 1875, pag. 291.

Riedel gibt Mittheilungen über das Wachsthum von Epidermis und Epithelien.

Creighton lässt die Acini der Milchdrüse unabhängig von der Epidermis im Mesoderma sich entwickeln aus Zellen, wie sie auch die Fettträubchen bilden! Ebenso sollen auch die Milchgänge in demselben Gewebe selbständig entstehen!!

Sinety ist der Ansicht, dass einige Tage nach der Geburt eine wirkliche Milchsecretion eintrete, eine Annahme, für welche auch neue Beobachtungen meines Sohnes Dr. Theodor Kölliker sprechen.

§ 57. Lungen, Thyreoidea, Thymus.

Stieda, A., Einiges über Bau und Entwicklung der Säugethierlungen, in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl.

Stieda beschreibt die im Texte von Kaninchenembryonen als Querfaserzellen bezeichnete Lage der primitiven Bronchialröhren von Schafembryonen von 12 cm als glatte Muskelfasern, welche auch mir wahrscheinliche Deutung ich ohne bestimmte Gründe nicht aussprechen wollte. Ferner beschreibt Stieda schon bei Schafen von 25 cm in den Alveolen und Alveolengängen von Fr. E. Schulze ein ganz plattes Epithel, wodurch Küttner's Angabe (Virch. Arch. 66, 1874), dass erst durch die erste Athmung das cubische Epithel der Alveolen zu einem Plattenepithel werde, widerlegt wird. Mit Bezug auf das Wachsthum der Lungen stimmt Stieda mit mir überein.

§ 59. Entwicklung des Herzens.

C. Faber, Ueber d. angebornen Mangel d. Herzbeutels in anat. entwicklungsgesch. u. klin. Beziehung in Virch. Arch. Bd. 74.

Faber glaubt, gestützt auf die Bildungsanomalien des Pericardium, dasselbe aus einer Duplicatur der gemeinsamen, Herz und Lunge überkleidenden *Serosa* der linken Brusthöhle ableiten zu sollen. Derselbe übersieht, dass die Pericardialhöhle lange vor den Lungen entsteht, dass ferner der Herzbeutel zu einer Zeit, wo die Lungen noch hinter dem Herzen liegen, bereits gebildet ist (s. m. Fig. 529), endlich dass die Wirbelthiere, die der Lungen ermangeln, doch einen Herzbeutel besitzen. Wie Bauchfell und *Pleura* entsteht auch das Pericard unzweifelhaft *in loco* durch histologische Differenzirung.

§§ 61—62. Harn- und Geschlechtsorgane.

Balfour, F. M., und Sedgwick, A., On the existence of a rudimentary head-Kidney in the embryochick in Proc. Royal Soc. 1878, Nr. 188.

Die Verfasser beschreiben ein eigenthümliches Verhalten des vorderen Endes des Müller'schen Ganges bei Hühnerembryonen, nämlich das Vorkommen von wenigstens 3 abdominalen Oeffnungen an demselben, welches sie veranlasst, dasselbe mit der Vorniere der Amphibien und Teleostier zu vergleichen.

Sach-Register.

A.

Abdominalschwangerschaft 348.
Abschuppung der embryonalen Oberhaut 770.
Acusticus, Nerv und Ganglion 608, 609, 612.
Adergeflechte, Aderhäute im Allgemeinen 578.
Adergeflechtfalte des Grosshirns, seitliche, 560; des Hinterhirns 539.
Aderhaut des Auges 666.
Ala pontis 550.
Albuginea des Hodens 960.
Allantois des Hühnchens 193; des Kaninchens 261, 266, 284; des Menschen 306, 953, 1013.
Allantoishöcker 195.
Allantoisstiel 953.
Allantoiswulst 286.
Alveus communis des Gehörlabyrinthes 717, 733.
Ambos 471, 486.
Ammonsfurche 560.
Ammonshorn 551, 560.
Amnion des Hühnchens 186; des Kaninchens 260, 261, 263; des Menschen 321, 322.
Amnion, falsches, 190.
Amnion-Carunkeln 323.
Amnion-Falten 108, 186.
Amnion-Naht 188, 261.
Ampullen und halbkreisförmige Kanäle 735.
Ampullen der Harnkanälchen 951.
Anfangsdarm 810.
Anhang des Gehörlabyrinthes 714.
Animales Keimblatt 14.
Annulus tympanicus 753.
Anschwellungen der *Chorda dorsalis* in der Schädelbasis 441; Bedeutung derselben 459.
Anschwellungen des Rückenmarkes 586.
Antrum Highmori 765.
Antrum Valsalvae 750.
Anus-Oeffnung 210, 848.
Aorta descendens des Hühnchens 119; des Kaninchens 265, 279.
Aorta primitiva 919.
Aquaeductus Sylvii 533.
Aquaeductus vestibuli 714, 733, 736, 737.
Aquula auditiva interna 734.
Arcus aortae 115, 915; Umwandlungen derselben 917.
Arcus branchiales 204.
Area embryonalis des Kaninchens 223; Entstehung derselben 227, 230; erstes Auftreten des Embryo auf derselben 234.
Area pellucida und *opaca* des Hühnchens 67, 86.
Area pellucida und *opaca* des Kaninchens 237, 241.
Area vasculosa und *vitellina* 89, 109, 237.
Arteria capsularis seu hyaloidea 649.
» *centralis retinae* 645.
Arteriae omphalo-mesentericae 158, 919.
» *umbilicales* 193, 919.
» *vertebrales posteriores* 919.
Ascensus medullae spinalis 585.
Asymmetrie der Furchung 73.
Atlas 405, 407.
Aufrollung des Schwanzes 256.
Anlage seiner Haupttheile 623.
Auge 623, 1017.
Augenblase, primitive, 142, 205, 247, 299, 623.
Augenblase, secundäre, 206, 207, 629.
Augenblasenstiel 625.
Augenlider 696.
Augenlidspalte 698.
Augenlinse, erste Anlage, 205, 207, s Linse
Augen-Nasenfurche 700.
Augenspalte, fötale, 629, 681.
Augenwimpern 699, 703.
Auriculae cordis 902.
Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen 977; des männlichen Geschlechtes 982; des weiblichen 986.

Ausläufer der Chorionbäumchen 332.
Axe der Chorionzotten 334.
Axe des Gehörlabyrinthes 727.
Axenplatte 91, 269, 275.
Axenwulst des Hühnchens 143, 157.
» » Kaninchens 248, 273, 285.
Azygos und *Hemiazygos* 923, 931.

B.

Balken 512, 532.
Balken und Fornix beim Schafe 553; beim Menschen 554.
Basalplatte der *Placenta uterina* 337.
Basioticum 1017.
Bauchfell 842.
Bauchfellepithel und Keimepithel 958.
Bauchplatten 219, 258.
Bauchwand, primitive, 185, 218.
Beckendarmhöhle 180, 283, 844.
Bedeutung der Eitheile 49.
Bedeutung der Keimblätter 389.
Befruchtung, Wesen derselben, 1006.
Befruchtung des Säugethiereies 53, 221, 1006.
Begriff der Entwicklungsgeschichte 3.
Belegknochen des Schädels 453.
Betrachtungen, allgemeine, 377, 1015.
Bewegungen des Dotters und der Furchungskugeln 57.
Bicepssehne und Schultergelenk 808.
Bildungsdotter 42.
Bildung der Eihüllen des Hühnereies 65.
Bildung der embryonalen Eihüllen, s. Eihüllen.
Bildungsgesetz des Extremitätenskelettes 492.
Bindegewebshüllen des Auges 630.
» » Gehörlabyrinthes 721.
Bindegewebshüllen des Gehirnes 433.
Bindesubstanzen, Ursprung derselben 389.
Blätter der Keimhaut 65, 83, 234, 267, 389.
Blastem der Extremitäten 489.
Blastem der Nebennieren 954.
Blastoderma des Hühnereies 65.
Blastodermhöhle des Hühnchens 190; des Kaninchens 262.
Blastula 382, 1010.
Blut, Bildungsstätte desselben 162.
Blutbewegung in der mütterlichen Placenta 341.
Blutinseln 162.
Blutzellen, Bildung derselben 169, 936.
Bogenfurche des Gehirnes 551, 555.
Brücke 549.
Brückenkrümmung 510.
Brunner'sche Drüsen 856.
Brustbein 410.
Brustbeinspalten 411.
Brustdrüse 799, 1017.
Brustwarze 801.
Bulbus aortae 144, 246, 249, 295, 302, 902.
Bulbus olfactorius 559, 767.
Bursa Fabricii 211.
Bursa omentalis 838.

C.

Calcar avis 555.
Canales semicirculares 717, 733.
Canaliculi lacrymales 702.
Canalis auricularis des Herzens 144, 902.
» *caroticus* 740.
» *cochlearis* 300, 724.
» *endolymphaticus* 734, 736, 737.
» *Fallopiae* 740.
» *lacrymalis* 700.
» *Nuckii* 996.
» *reuniens* 733.
» *tubo-tympanicus* 747.
» *urogenitalis* 938.
Cartilago petrosa 739.
Cauda equina 586.
Cava inferior 922.
Cavitas tympani 746, 1017.
Cellulae mastoideae 750.
Centrale carpi 497.
Centralkanal des Rückenmarkes 588, 591.
Centralnervensystem 502.
Cerebellum 512, 537.
Chalazen 63, 64.
Chiasma nervorum opticorum 512, 526, 688.
Chondrocranium, Entwicklung desselben 436; atrophirende Theile desselben 456; bleibende Theile desselben 455.
Chorda dorsalis 84, 91, 118, 271, 272, 282; ihre histologische Beschaffenheit 401.
Chorda und Wirbelbildung der Vögel 413.
» » » » Säugethiere 417.
Chorda der Schädelbasis 426; Anschwellungen innerhalb derselben 441; deren Bedeutung 459.
Chorda-Ende, hinteres, 412.
» » vorderes, 442.
Chorda-Reste in den Zwischenwirbelbändern 408, 416.
Chorda-Scheide, äussere, 217.
» » , innere oder eigentliche, 401.
Choriocapillaris 674.
Chorioidea und *Iris* 666.
Chorioideale Schicht der *Cornea* 698.
Chorioidealspalte 681.
Chorion 42; des Menschen 321; Entwicklung desselben 364.

Chorion frondosum 321.
» *laeve* 321.
» *primitivum* 261.
» *secundarium seu verum* 261.
Cicatricula 44.
Clavicula 495.
Clitoris 1000.
Cloake 211, 938, 998.
Cloakenhöcker 195.
Cloakenmündung 998.
Cochlea 724.
Coecum 840.
Coloboma iridis 682.
Commissura cerebri anterior 534, 557.
» » *media* 534.
» » *posterior* 512, 525.
Concentrische Körper der Urethralmündung 1000.
Coni vasculosi des Nebenhodens 983.
Contractilität des Zellinhaltes 57.
Cornea des Hühnchens 667; der Säugethiere 670; des Menschen 673; histologische Entwicklung derselben 672.
Corneawulst 698.
Cornu Ammonis 560.
Corpora cavernosa penis 1000.
Corpora geniculata 536.
Corpora mamillaria 512, 526, 535.
Corpus callosum 512, 552.
Corpus ciliare 678.
Corpus restiforme 549.
Corpus striatum 512, 517.
Corpuscula Malpighiana 943.
Corti'sche Membran 728.
Corti'sche Zellen 732.
Cotyledonen der Placenta 335.
Cremaster 995.
Crura posteriora fornicis 552, 556.
Cumulus proligerus 969.
Cuneus 555.
Cupula terminalis 735.
Cutis 773.
Cysten am Kopfe des Nebenhodens 984.
Cysten am Abdominalende der *Tuba Fallopiae* 987.

D.

Damm 999.
Darmdrüsen, grössere, 857.
Darmdrüsenblatt 23.
Darmfaserplatte des Hühnchens 121, 182; des Kaninchens 281.
Darmhäute 849.
Darmnabel des Hühnchens 186; des Kaninchens 258.
Darmnaht 835.
Darmpforte, vordere, des Hühnchens 111.
» » des Kaninchens 249.
Darmpforte, hintere, des Hühnchens 180.
» » , des Kaninchens 249, 286.
Darmrinne 121, 155, 184, 281.
Darmsystem 810.
Darmwand, primitive des Hühnchens 185; des Kaninchens 281; menschlicher Embryonen 853.
Darmzotten 852.
Decidua 320, 325, 329.
Decidua menstrualis 326.
» *placentalis* 336.
» *reflexa* 372.
» *serotina* 320.
» *vera* 371.
Decidualzellen 326.
Deckknochen des Schädels 453.
Deckplatte des 3. Ventrikels 518, 525.
» » 4. » 550.
Deiters'sche Zellen des Gehörlabyrinthes 732.
Descendenzlehre 4, 390.
Descensus ovariorum 995.
Descensus testiculorum et ovariorum 992. Erklärung desselben 996.
Diaphragma 806.
Dickdarm 840, 849, 856.
Differenzirung, histologische, im Allgemeinen 387.
Differenzirungen in den Keimblättern des Hühnchens 84.
Discus proligerus des Hühnereies 44, 46.
Dotter 41; des Säugethiereies 43; weisser und gelber 44, 46; primärer 42; secundärer 48. Bildungs- und Nahrungsdotter 42.
Dottergang 186, 260, 321, 345.
Dottergangzotten 885.
Dotterhaut 42; des Hühnereies 45.
Dotterhöhle 45.
Dotterhof 89.
Dotterkern 51.
Dotterrinde 45.
Dottersack, Anlage desselben beim Hühnchen 185; beim Kaninchen 258, 264; beim Menschen 321, 325.
Dotterzellen 78.
Drehung der Darmschleife 840; Ursache derselben 842.
Drehung des Hühnerembryo um Quer- und Längsaxe 202, 203; des Kaninchenembryo 252, 256.
Drüsen der *Decidua vera* 327.
Drüsen der Haut 793.
Drüsenbläschen, primitive, der Lungen 865.
Drüsenblatt, s. Keimblätter.
Drüsenstränge des Eierstocks 966.
Ductus arteriosus Botalli 918.
» *Cuvieri* 922.
» *nasopalatini* 764.

Ductus papillares der Niere 947, 952.
» *pharyngeus* 764.
» *venosus Arantii* 922.
» *vitello-intestinalis seu omphalo-mesentericus* des Hühnchens 186; des Kaninchens 260; des Menschen 321, 345.
Dünndarm 839.
Duodenum 839.
Durchbruch der Milchzähne 820.
Durchbruch des Anus 210, 212, 848.
Dysmetamerie der Urnierenkanälchen 940.

E.

Ectoderma der Keimhaut des Hühnchens 65; Kaninchens 225, 268, 270.
Ectodermawulst des Fruchthofes des Kaninchens 270.
Ei, als lebender Elementarbestandtheil des mütterlichen Organismus 378.
Ei des Menschen 14, 43.
Ei, unbefruchtetes, 41, 1005.
Ei des Huhns 44.
Ei des Huhns, gelegtes und befruchtetes, 62.
Ei der Säugethiere 43.
Eier der Insecten und Würmer 51, 52.
Eier, einfache, 42; zusammengesetzte 48.
Eier, erste Entstehung derselben 970.
Eierstocks-Ei des Huhns 44.
Eierstock der Vögel, Entwicklung desselben 957; der Säugethiere 958; des Menschen 965; Drüsenstränge des Eierstocks 966; Markstränge desselben 971; erste Ausbildung desselben 973; Eierstöcke menschlicher Embryonen 974.
Eihaut, äussere, 42.
Eihüllen der Säugethiere 252, 259, 352, 1014; des Menschen 319—352, 1013; Entwicklung derselben 364—377.
Eikern 1006.
Eileiter 957, 987.
Eisäckchen (Eifollikel), Bildung derselben 967.
Eiweissschichten des Hühnereies 62, 63.
Eiweissschicht des Kaninchencies 222.
Eizelle 42.
Elfenbeinhaut 817.
Embryonalanlage des Hühnchens 89, 1008.
» des Kaninchens 234, 1010.
Embryonalfleck des Kaninchens 223; Entwicklung desselben 227, 1011.
Embryonen, jüngste menschliche, 303.
Embryo von Reichert 303; von Thomson 305, 310, 311, 312; von Coste 307, 310, 314, 316, 318; von Joh. Müller 309; von W. Krause 306; von R. Wagner 310; von Kölliker 312; von Hensen 1013.
Embryonen des Hühnchens im Flächenbilde, von den ersten Brütstunden 106; von 10—14 Stunden 106; von 15—20 Stunden 107; vom Ende des ersten und Anfang des zweiten Tages 107, 108; von 36 Stunden 113; von 40—42 Stunden 115; vom Ende des zweiten Tages 138—144.
Embryonen des Hühnchens im Querschnitt, frühere Stadien 117—133; spätere Stadien 145—158.
Embryonen des Kaninchens im Flächenbild, von 7 und 8 Tagen p. f. 234; von 8 auf 9 Tage 240; von 10 Tagen 253.
Embryonen des Kaninchens im Querschnitt 268—303.
Enddarm des Hühnchens 194; des Kaninchens 286; weitere Ausbildung 848, 856.
Enddarm und Medullarrohr 844.
Endothelrohr des Herzens des Hühnchens 122; des Kaninchens 291.
Endwindungen der Nierenknospen 949.
Endwulst des Hühnchens 143, 157; des Kaninchens 248, 273, 285.
Entoderma der Keimhaut des Hühnchens 84, 118; des Kaninchens 271, 225.
Entwicklung und Bedeutung der Eitheile 48.
Entwicklung der Leibesform und der Eihüllen 41.
Entwicklungsgesetze 27, 1015.
Epencephalon 504.
Epiphysenplatten der Wirbel 408.
Epistropheus 405, 407.
Epithel der Eisäckchen 968.
Epitheliales Gewebe, Ursprung desselben 389.
Epithellage der *Placenta foetalis* 333.
Epithelsprossen der *Placenta foetalis* 333.
Epitrichium 776.
Epoticum 739.
Ersatzhaare 786.
Evolutionslehre 4.
Excentrische Lage der 4 ersten Furchen des Hühnerkeimes 69, 70.
Extrauterinschwangerschaft 347.
Extremitäten des Hühnchens 211; des Kaninchens 258, 283.
Extremitätenskelett 491.

F.

Facialis 608.
Falten der Retina 684, 694.
Falx cerebri 513, 517, 573.
Fascia dentata 557.
Fasciculus connectens pontis 549.
Faserhaut des Auges 666.
Felsenbein 453.
Femur 500.
Fenestra ovalis und *rotunda* 734.

Fibula 500.
Filum terminale 586.
Finger 491.
Fissurae branchiales 204.
Fissura calcarina 554.
» *parieto-occipitalis* 554, 558.
» *sterni* 411.
Fleischschicht 14.
Flimmerung im Oesophagus des Menschen 853.
Flimmerepithel der Lunge 867.
Flocke und Flockenstiele 542.
Flügelbeine 474.
Follikel des Eierstocks, erste Entwicklung derselben 970.
Follikelepithel, Ursprung desselben 970.
Foramen Magendii 542.
Foramen Monroi 514, 524.
Foramen ovale cordis 914.
Formveränderungen der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen 914.
Fornix 512, 552, 554.
Fossa subarcuata 741.
Fossa Sylvii 558, 560.
Fovea cardiaca (vordere Darmpforte) 111, 143.
Fovea rhomboidalis 537.
Fretum Halleri 144, 902.
Fruchthof des Hühnchens 67, 86.
» » Kaninchens 223; seine Entstehung 227, 230; Anlage des Embryo in demselben 234.
Fruchtkuchen des Menschen 320, 331; feinerer Bau 333
Fruchtwasser 321.
Füllhorn 542.
Funiculus umbilicalis 320, 343; feinerer Bau 345.
Furchen des Gehirns, bleibende, 563.
Furchung 43, 380; partielle 43, 52, 59; totale 52; Zwischenformen 82.
Furchung der Säugethiereier 53, 1005, 1010.
Furchung des Hühnereies 59, 68; Hauptsätze über die Furchung desselben 78—81.
Furchung des Cephalopoden-Eies 59.
Furchungskern, erster, 1007.
Furchung unbefruchteter Eier 79, 83.
Furchungskugel, erste, 53.
Furchungskugeln 57.
Fussknochen 500.

G.

Gallenblase 895.
Gallengänge 894.
Gallertgewebe um die Schnecke 747.
Gallertgewebe des Schmelzorgans 824.
Gallertgewebe zwischen Chorion und Amnion 322.
Ganglien, peripherische, 614.
Ganglion acusticum 612.
Ganglion Gasseri 611
Ganglion ciliare, oticum, sphenopalatinum 615.
Ganglion spirale des Schneckennerven 726.
Gartner'sche Gänge 986.
Gastrula 382, 1010, 1016.
Gaumen 467.
Gaumenbeine 474.
Gaumenplatte 468.
Gaumensegel, primitives, 209.
Gaumenspalte 468.
Gefässanlagen, Hohlwerden der primären 168.
Gefässanlagen, secundäre, 170.
Gefässe, Bildung der ersten beim Hühnchen 161; beim Kaninchen 266.
Gefässhof der Keimscheibe des Hühnchens 89.
Gefässsystem des Fruchthofs 159.
Gefässschicht 13, 14.
Gefässe der Allantois 193, 919, 921.
Gefässe der Chorionzotten 334.
Gefässe der *Decidua vera* 329.
Gefässe des Dottersackes 158, 264, 919, 921.
Gefässe des Glaskörpers und der Linse 641; ihre Bedeutung 652; ihre Entwicklung 653.
Gefässe der Hirnwand und des Rückenmarks 581.
Gefässe der fötalen Hornhaut 673.
Gefässentwicklung 915.
Gefässhaltige Kapsel des Glaskörpers 659.
Gefässhaut des Auges 666.
Gefässsystem 900.
Gehirn, erste Entwicklung 502; Krümmungen desselben 508; Ursachen der Krümmungen 511; histologische Entwicklung 568, 578.
Gehirn der Säuger 506; der Vögel 502.
Gehirn des Menschen vom 5. u. 6. Fötalmonat 563; vom 7. Monat 564; vom 9. Monat 566; des Neugebornen 566.
Gehirnblasen 504; Umgestaltungen derselben 512.
Gehirnfaserung 568.
Gehirnhäute 433, 568, 570.
Gehirnhautfortsätze 570.
Gehirnkanal 510.
Gehirnoberfläche, verschiedene Wachsthumsintensitäten derselben 562.
Gehirnsichel, primitive grosse, 513, 517, 573.
Gehirnstiele 526.
Gehirnwindungen, Kleinhirn 542; Grosshirn, primitive und secundäre Windungen 559, 563; Ursachen derselben 559, 560.

Gehörblase, primitive, 143, 208, 705.
Gehörgang, äusserer, 753.
Gehörgruben, primitive, des Hühnchens 142, 208; des Kaninchens 300.
Gehörknöchelchen 471, 750.
Gehörlabyrinth der Säugethiere und des Menschen 741, 742.
Gehörorgan 704, 1017.
Gekröse des Herzens, oberes und unteres des Hühnchens 122, 149, 150; diese und seitliches des Kaninchens 291, 294, 295.
Gekröse des Darmes, erste Entwicklung 183, 185.
Gekröse der Urnieren und Geschlechtsdrüsen 959.
Gekrösfalten der Geschlechtsdrüsen, obere und untere, 960.
Gekrösnaht 835.
Gekrösplatten 184.
Gelenke 493.
Genitalkanal 990.
Genitalien, äussere, 998; männliche 999; weibliche 1000.
Genitalien, innere, s. Geschlechtsdrüsen.
Genitalstrang, männlicher und weiblicher 985, 986, 988.
Geruchsorgan 756; des Hühnchens 208, 757; des Kaninchens 299; der Säugethiere und des Menschen 762.
Geruchslabyrinth 764.
Geruchsnerv 767.
Geschichte der Embryologie 7.
Geschlechtsdrüsen 955; des Hühnchens 957; der Säuger 958; s. auch Hoden und Eierstock.
Geschlechtsfalte 998.
Geschlechtsfurche 998.
Geschlechtsgang 956, 977.
Geschlechtshöcker 998.
Geschlechtsleiste 959.
Geschlechtsorgane, s. Genitalien.
Gesicht, äussere Gestalt desselben 465.
Gesichtsknochen 465.
Gestaltungsgesetze organischer Wesen 377.
Gewölbe 512, 552, 554.
Glandula pinealis 512, 520, 531.
Glandulae tartaricae 821.
Glans penis 999.
Glaskörper 628, 641.
Glaskörper des Menschen 643; der Säuger 644; der Vögel 647; der niederen Wirbelthiere 648.
Gliederung des Gehirnrohrs 502, 512.
Gliederung der Wirbelsäule 403.
Gliederung der Extremitäten 487.
Glomeruli, s. Niere.
Glossopharyngeus 608, 613.
Graaf'sche Follikel des Eierstocks 967.
Grandines 63, 64.
Granulosa, Ursprung derselben 968, 970, 972.
Graue Substanz des Markes, Entstehung derselben 590, 594.
Grenzrinne, seitliche, 110.
Grenzstrang des Sympathicus 615, 616.
Grenzwulst des Gefässhofs 174.
Grosshirn 512.
Grosshirnbläschen 514.
Grundplatte der Trichterregion 526.
Gubernaculum Hunteri 960, 993.
Gyri et sulci primitivi permanentes cerebri 560.
Gyrus chorioideus anterior und *posterior* des Kleinhirns 541.

H.

Haare 777, 779.
Haarbalg 784.
Haarwechsel 786, 791.
Haarzellen des Gehörlabyrinthes 732.
Haarzwiebel 785.
Haftwurzeln der Chorionbäumchen 332.
Hagelschnüre 63, 64.
Hahnentritt 44.
Halbdrüsen, räthselhafte des Hühnchens 881.
Hals des Hühnchens 203.
Hals des Kaninchens 256.
Halshöhle des Hühnchens 122, 144; des Kaninchens 295, 296.
Hammer 471, 486.
Handwurzel 497.
Harn- und Geschlechtsorgane 938, 1018.
Harnblase 953.
Harngang, s. *Urachus*.
Harnsack, s. Allantois.
Hartgebilde des Gesichtes 468.
Hauptlappen des Cerebellum 547.
Haut, äussere, 768, 1018.
Hautnabel 186.
Hautplatte 121, 182.
Hautschicht 15.
Helicotrema 734.
Hemisphären des Grosshirns, innere Veränderungen 516.
Henle'sche Schleifen 951.
Hermaphroditische Bildungen 1001.
Herz 115, 144; Lage desselben 144; Entstehung desselben beim Hühnchen 172; beim Kaninchen 289. Weitere Ausbildung desselben 900; innere Organisation 904; innere Veränderungen 908; feinerer Bau der Kammern 911; Lage des Herzens 914; *Situs inversus cordis* 251.
Herzanlage des Kaninchens 240, 245, 249, 250.

Herzbeutel 915, 1018.
Herzgekröse, unteres, 122, 149; oberes, 150; seitliches, des Kaninchens 295.
Herzhaut, innere, 122, 150.
Herzkammer, primitive, 144.
Herzkappe 153.
Herzklappen 905, 910, 913.
Herzohren 902.
Herzplatte 149.
Hinterdarm des Hühnchens 180; des Kaninchens 248.
Hinterhirn 115, 302, 504.
Hinterhauptbein 449; Bedeutung desselben als Wirbel 457.
Hinterstränge des Markes 593.
Hirn, s. Gehirn.
Histologie der Verknorpelung 439.
Hoden der Vögel 957; der Säugethiere 958; des Menschen 960; innere Structurverhältnisse der Hodenanlage der Säuger und des Hühnchens 961.
Hodenläppchen 960.
Höhle des Blastoderma vom Huhn 190; vom Kaninchen 262.
Höhlen des knöchernen Gehörlabyrinthes 722.
Hörner des Zungenbeins 477, 479.
Hörner der grauen Substanz des Markes 594.
Holoblastische Eier 42.
Hornblatt des Hühnchens 118; des Kaninchens 279.
Hornhaut, s. Cornea.
Hüftbein 499.
Hühnerei, gelegtes, befruchtetes, 62.
Hühnerembryonen, s. Embryonen.
Hüllen des Herzens 914.
Hüllen der Eifollikel und des Eierstocks 969.
Hüllen des Gehörlabyrinthes 721.
Hüllen, embryonale, s. Eihüllen.
Humerus 497.
Hyaloidea propria 663.
Hydatiden des Nebenhodens 984.
Hydatiden des Eileiters 987.
Hymen 992.
Hypophysentasche oder -säckchen 527, 829.
Hypophysis des Gehirns 302, 512, 527.

I.

Jacobson"sches Organ 766.
Indifferentismus, ursprünglicher, der Geschlechtsdrüsen 1000.
Infundibulum cerebri 512.
Infundibulum des Eileiters 64, 987.
Insecteneier 51.
Insel des Gehirns 558.
Interstitielle Schwangerschaft 348.
Jochbein 475.
Iris 675.
Irispigment 677.
Irisspalte 682.

K.

Kammer des Herzens 144; spätere Entwicklung 900.
Kaninchenembryonen, s. Embryonen.
Kaninchenembryonen, letzte Ausbildung ihrer äusseren Leibesform 252; innere Gestaltungen, Keimblätter, Primitivorgane 267.
Kappe, allgemeine, v. Baer 190.
Kapsel, gefässhaltige, des Glaskörpers 659; der Linse 648.
Kapsel, structurlose, der Linse 636.
Karyolytische Figur 56, 1006.
Kehlkopf 868.
Keilbein, hinteres und vorderes 451, 452; Bedeutung als Wirbel 457.
Keilstränge des Rückenmarks 593.
Keim des Hühnereies 65.
Keimbläschen 41; des Hühnereies 47. Schwinden dss Keimbläschens und des Keimflecks 53.
Keimblätter, Bedeutung derselben 389; ihre Bildung beim Hühnchen 83; beim Kaninchen 234, 267.
Keimblättertheorien, neueste, 24—27.
Keimblase des Kaninchens 222, 1010.
Keimblatt, äusseres, inneres, mittleres, des Hühnchens 65, 65, 84; des Kaninchens 267—271.
Keimepithel 958; Verhältniss zum Bauchfell-Epithel 958.
Keimfalte, vordere, 108.
Keimfleck 41.
Keimhaut des gelegten Hühnereies 65.
Keimscheibe des Eierstockseies des Huhns 44.
Keimwulst der Keimhaut des Hühnchens 66, 119, 133.
Kerne der Furchungskugeln 53, 56, 1005, 1006.
Kiemenbogen und -spalten des Hühnchens 203; des Kaninchens 257.
Kiemenbogen, Umwandlungen derselben; erster Kiemenbogen 465, 469; zweiter und dritter 475.
Kindspech 895.
Klappen des einkammerigen Herzens 904 bleibende arterielle und venöse Klappen 905, 910, 913.
Kloake, s. Cloake.
Kniescheibe 500.
Knochenpunkte der Extremitäten, Gesetz ihres Auftretens 494.
Knochenpunkte des Gehörlabyrinthes 739.
Knochenpunkte, accessorische, der Wirbel 408.

Knochensystem, Entwicklung desselben 401, 1016.
Knorpelwirbel 217.
Kopf des Hühnchens 113, 145.
Kopf des Kaninchens 289.
Kopfdarmhöhle des Hühnchens 121, 143.
Kopfdarmhöhle des Kaninchens 248.
Kopffortsatz des Primitivstreifens des Hühnchens 107; des Kaninchens 271.
Kopfkrümmung, vordere und hintere, des Hühnchens 202; des Kaninchens 252.
Kopfnerven 608.
Kopfplatten 427.
Kopfscheide und Kopfkappe des Hühnchens 146, 186, 190; des Kaninchens 246, 298.
Kreislauf, erster, des Hühnchens 158; des Kaninchens 264.
Kreislauf des Fötus 932.
Kreuzbein 405, 407.
Kreuzung der Opticusfasern 688, 695.
Krümmungen des Gehirns 508; Ursachen derselben 511.
Krümmungen des embryonalen Leibes um Quer- und Längsaxe, des Hühnchens 202; des Kaninchens 252, 256.
Kryptorchidismus 994.
Kuppelblindsack der Schnecke 734.

L.

Labia majora und *minora* 1000.
Labyrinth des Gehörorgans 704, 742; s. Gehörorgan.
Labyrinth des Geruchsorgans 764.
Längsfalten des embryonalen Darmes 852.
Lamina modioli 729.
» *reticularis* 732.
» *spiralis membranacea* 730.
» *terminalis* 526.
Lanugo 785.
Lappen des Grosshirns 537.
Lappen des Kleinhirns 542, 547.
Latebra 45.
Leber 882; des Hühnchens 882; der Säuger 883; des Menschen 888.
Leber, ihre physiologische Bedeutung beim Fötus 895.
Lebergänge, primitive, 882.
Leberläppchen, primitive, 893.
Leberprobe 889.
Leberwulst 885.
Lebercylinder 887, 890.
Lederhaut 768, 773.
Leibeshöhle 119.
Leibesnabel 186.
Lieberkühn'sche Krypten 856.
Ligamenta intervertebralia 403, 408.
Ligamenta vesicae lateralia 920.
Ligamentum vesicae medium 953.
Ligamentum spirale 730.
» *stylohyoideum* 476, 477.
» *uteri rotundum* 960, 995.
» *vaginale* des Hodens 995.
Ligula 542.
Limitans interna primitiva retinae 663.
Linse des Auges 205, 628, 631; der Säuger 633; des Menschen 637; der Vögel 638; der niederen Wirbelthiere 640.
Linsengrube 205, 633.
Linsenkapsel, structurlose, 636; gefässhaltige, 648, 652, 653.
Linsenstern 637.
Liquor Amnii 261, 324.
Liquor Graafianus 969.
Literaturverzeichniss, allgemeines, 28—40.
Literatur der Zusätze 1004 u. f.
Literatur des Auges 703, 1017.
» des Darmsystems 899, 1018.
» der Eihüllen und der Placenta 363, 376, 1013.
Literatur des Gefässsystems 938.
» des Geruchsorgans 768.
» der Harn- und Geschlechtsorgane 1002, 1018.
Literatur der Haut 802, 1018.
» des Knochensystems 501, 1016.
» des Muskelsystems 809.
» des Nervensystems 622, 1017.
» des Ohres 755, 1017.
Lobus lunatus anterior und *posterior cerebelli* 548.
Lobus olfactorius 559.
Luftraum der Schalenhaut des Vogeleies 63.
Luftröhre 858, 860, 862.
Lungen des Hühnchens 857; des Frosches 858; der Säugethiere 858, 1018; des Menschen 862; innere Veränderungen der Lungen 865, 1018.
Lungenanlagen des Kaninchens 296. Lage der Lungen 863.
Lungenbläschen 867.
Lymphdrüsen 936.
Lymphgefässe 936.
Lymphgefässe des Nabelstranges 346.
Lymphkörperchenähnliche Zellen der *Decidua vera* 329.
Lymphräume der Schleimhaut des schwangeren Uterus 331.

M.

Maculae acusticae 735.
Macula germinativa 44.
Macula lutea 684.
Magen 836.
Malpighi'sche Körperchen der Urnieren, Entwicklung beim Hühnchen und Säugethier 943, 949.

Mamilla 801.
Mamma 799.
Mammalia achoria implacentalia 352.
» *choriata placentalia* 353.
» *non deciduata* 353.
» *deciduata* 357.
Markstränge des Eierstocks 971, 973.
Massenverschiebungen bei der Entwicklung 381.
Massenzunahme des Keimes während der Entwicklung 380.
Mechanische Momente der Entwicklung 387.
Meckel'scher Knorpel 205, 471, 472, 480.
Meconium 895.
Medulla oblongata 510, 512, 548.
Medullarplatte des Hühnchens 84, 118; des Kaninchens 243, 273, 278.
Medullarrinne des Hühnchens 91; des Kaninchens 243.
Medullarrohr des Hühnchens 120; des Kaninchens 279.
Medullarrohr und Enddarm 844.
Medullarwülste des Hühnchens 91, 107, 118; des Kaninchens 273.
Meerschweinchen, Entwicklung desselben 231, 361.
Meibom'sche Drüsen 699, 703.
Membrana adamantinae 818.
» *basilaris* 730.
» *caduca seu decidua reflexa* 320, 329.
Membrana decidua vera 320, 325.
» *decidua serotina* 320. Entwicklung der *Decidua* 364—377.
Membrana capsularis 649.
» *capsulopupillaris* 649.
» *chorii* 332.
» *chalazifera* der Eiweisshülle des Hühnereies 63.
Membrana Cortii 730.
» *eboris* 817.
» *flaccida* 751.
» *granulosa* 968, 970, 972.
» *hyaloidea propria* 663
» *intermedia Reichert* 22.
» *intermedia* der Eihäute 321.
» *limitans interna primitiva retinae* 663.
Membrana obturatoria ventriculi IV. 538, 550.
Membrana praeformativa 825.
» *pupillaris* 649.
» *Reissneri* 728.
» *reticularis* 732.
» *reuniens superior* des Hühnchens 215; des Kaninchens 282. Verhältniss zur häutigen Wirbelsäule 402, 403.
Membrana reuniens inferior 144.
» *reuniens* des Kopfes 427.
Membrana tectoria der Ampullen 735.
» *tympani* 751.
» *tympani secundaria* 751.
Mensch, erste Entwicklung 303, 1013.
Menschliche Embryonen früher Stufen, s. Embryonen
Meroblastische Eier 42.
Mesencephalon 504.
Mesenterium 840, 842.
Mesoarium 960.
Mesocardium posterius, inferius und *laterale* des Kaninchens 291, 294, 295; des Hühnchens 122, 149, 150.
Mesoderma des Hühnchens 84; Abstammung desselben 92—98, 1008; Historisches 98—106.
Mesoderma des Kaninchens 269, 270, 1011.
Mesogastrium 836.
Mesorchium 960, 993.
Mikropyle 43.
Milchdrüsen 799.
Milchzähne 815, 819.
Milz 898.
Mitteldarm 832; eigentlicher Mitteldarm 839; Drehung seiner Schleife 840.
Mittelfussknochen 501.
Mittelhandknochen 498.
Mittelhirn 115, 302, 504, 535.
Mittelohr 746.
Mittelplatten des Hühnchens 155, 182; des Kaninchens 284, 287.
Modiolus 729.
Morgagni'sche Hydatide des Nebenhodens 984.
Motorisch-germinatives Keimblatt 23.
Müller'scher Gang 956; Entstehung desselben bei den Vögeln und Reptilien 977; bei den Säugethieren 979; mittlere Verschmelzung 989.
Mundbucht 123, 209.
Mundhöhle 210, 812.
Mundöffnung des Hühnchens 209; des Kaninchens 257.
Musculus tensor tympani 741.
» *stapedius* 741.
Musculi interossei 808.
Muskelgewebe, Ursprung desselben 389.
Muskelfasern, quere, des *Bulbus aortae* 904.
Muskeln der Extremitäten 489, 490.
Muskelplatten der Urwirbel des Hühnchens 156, 215; des Kaninchens 282; weitere Entwicklung 803.
Muskelsystem 803
Mutterkuchen 320, 335, 338; s. auch Eihüllen und Placenta.

N.

Nabel 186.
Nabelbläschen 321.

Nabelstrang 320, 343; feinerer Bau desselben 345.
Nachgeburt 347.
Nachhirn 506.
Nackenhöcker des Hühnchens 202; des Kaninchens 252.
Nackenkrümmung des Gehirns 510.
Nägel 777.
Nahrungsdotter 42.
Narbe des Hühnereies 44.
Nase, äussere, 767.
Nasenbeine 475.
Nasenfortsatz, äusserer und innerer, 465, 760.
Nasenfurche 466, 759.
Nasengang 761.
Nasengaumengänge 764.
Nasenhöhle 210.
Nasenöffnung, äussere und innere, 467, 761.
Nasenrachengang 764.
Nasenscheidewand 466.
Nebenäste des *Canalis endolymphaticus* 738.
Nebeneierstock 957, 986.
Nebenflocke 546.
Nebenhoden 983.
Nebenhöhlen der Nase 765.
Nebenniere 618, 953.
Nebenorgane des Auges 696.
Nebenpankreas 896.
Nebenschilddrüsen 880.
Nebentasche der Hypophysisausstülpung 829.
Nerven des Nabelstranges 346.
Nervenelemente, peripherische, 621.
Nervenfasern, Ausläufer von Zellen, 581.
Nervenfasern, ursprüngliche Verbindung mit den Endorganen, 602, 618.
Nervenmark 583.
Nervensystem, centrales, 502, 1017.
Nervensystem, peripherisches 600.
Nervi olfactorii 767.
Nervus opticus 610, 685.
Netze des Bauchfells 843.
Netzhaut 682; histologische Entwicklung derselben 692.
Neubildung von Muskeln 809.
Neugliederung der Wirbelsäule 415.
Nieren des Hühnchens und der Säugethiere, bleibende, 945; eigentliche Niere 947.
Nieren des Menschen 952.
Nieren blindgeborner Thiere 952.
Nierenbecken, primitives 947.
Nierengang 947.
Nierenknospen 949.
Nierenläppchen 953.
Nuclein 50.

O.

Oberarmknochen 497.
Oberhaut 768.
Oberhäutchen der Schale des Vogeleies 63.
Oberkiefer 474.
Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens des Hühnchens 205; des Kaninchens 257.
Oberschenkel 500.
Obex 542.
Obliteration der Allantois 953.
Oculomotorius 609, 613.
Ohr, äusseres, 746, 751.
Ohr, mittleres, 205, 471, 747, 750.
Ohr, inneres, 704, 742. S. auch Gehörorgan.
Ohrbläschen, primitives des Hühnchens 142, 208; des Kaninchens 300. Ursprung und Umwandlungen 705; beim Hühnchen 708; den Säugethieren 711; dem Menschen 713.
Oken'sche Körper, s. Urnieren.
Olfactorius 609, 610.
Oliven 549.
Ontogonie 3, 6.
Opisthoticum 739.
Opticus 610, 685.
Organ von Giraldès 956, 984.
Organon adamantinae 818.
Ossification des Schädels 449.
Ossification der Wirbelsäule 406.
Otolithen 735.
Ovarium, s. Eierstock.
Ovarium masculinum 984.
Ovulum, s. Ei.

P.

Pancreas 893; der Säuger 896; des Menschen 898.
Panniculus adiposus 774, 775.
Papilla pili 782.
Papillae circumvallatae und *conicae* 815.
Parablast 24.
Parietalhöhle, des Hühnchens 148; des Kaninchens 291; hintere und vordere 295, 296.
Parietalzone der Embryonalanlage des Hühnchens 110, 111; des Kaninchens 240.
Pars caudalis intestini 844.
Pars ciliaris retinae 683.
Pars fixa placentae uterinae 336.
Pars mastoidea des Schläfenbeins 436, 453, 740.
Pedunculi floccolorum 542.
Penis 999.
Perinealfalte 848, 998.
Peripherisches Nervensystem 600.

Peritonaeum 842.
Peritonealspalte 149.
Peyer'sche Drüsen 857.
Pflugschaar 475.
Pharynx 145, 291, 293, 298, 300; 830.
Pharynxtonsille 829.
Phylogonie 4, 390.
Pigment der Oberhaut 772.
Pigmentum nigrum retinae 674, 679.
Placenta als Ganzes 331.
» *discoidea* 339.
» *duplex* 342.
» *foetalis* 261; des Menschen 320, 321, 331; feinerer Bau 333.
Placenta marginata 338, 350.
» *multiloba* 342.
» *praevia* 342.
» *succenturiata* 342.
» *tripartita* 342.
» *uterina*, des Menschen 320, 335; feinerer Bau 338.
Pleura 868.
Plexus chorioidei des Gehirns im Allgemeinen 578; *Pl. chorioideus ventriculi tertii* 523; *ventriculi quarti* 538.
Plexus chorioideus lateralis 516.
Plica urogenitalis 945.
Pons Varolii 512, 549.
Porenkanälchen der Schale der Vogeleier 63.
Porenkanälchen der *Zona pellucida* 43.
Praechordaler Abschnitt des Schädels 431.
Praeputium 1000.
Primitivfalten 107, 125.
Primitivorgane, histologische u. morphologische 384, 388, 390.
Primitivorgane des Kaninchens, Entstehung derselben 271.
Primitivorgane des Muskelsystems 803.
Primitivrinne 89, 107, 111, 125; des Kaninchens 234.
Primitivstreifen, Bedeutung desselben für die Entwickelung des Embryo 134.
Primitivstreifen des Hühnchens 89, 106, 111, 125; des Kaninchens 234, 236, 268, 275.
Primordialcranium, häutiges und knorpeliges, 426, 433, 436; des Schweines und der Maus 435, 436.
Primordialei, s. Urei.
Primordialniere, s. Urniere.
Processus chorioideus posterior 539, 572.
» *infundibuli* 527, 530
» *styloideus* 477.
» *vaginalis peritonei* 993.
Prochorion 263.
Prooticum 739.
Prosencephalon 504.
Prostata 1000.
Protoblasten 57.
Pyramiden 549.

Q.

Quermuskeln des *Bulbus aortae* 904.
Querspalte des Gehirnes 551.
» des Wurmes, obere, 544.

R.

Rachenhaut 209, 302, 801.
Rachenspalte 209, 257, 842.
Radius 497.
Randbogen des Gehirns 551.
Randsinus der Placenta 326.
Randwulst der Hautplatte des Kaninchens 280.
Randwulst der Keimhaut des Hühnchens 66.
Randzone des Primitivstreifens 107.
Raphe scroti et penis 999.
Recessus labyrinthi 714.
Recessus vestibuli des Hühnchens 208, des Kaninchens 301; weitere Ausbildung 733, 736.
Recessus infrapinealis 533.
Recessus lateralis ventriculi quarti 540.
Regelmässigkeit im Auftreten der Hirnwindungen 563.
Regeneration der Uterinschleimhaut an der Placentarstelle 347.
Regio germinativa 958.
Reichert'scher Knorpel 476.
Reissner'sche Membran 728.
Rete Malpighii 769.
Retina, nervöser und epithelialer Theil, 679, 682; erste Anlage 207, 623. Histologische Entwicklung derselben 692. S. auch Augenblase.
Richtungsbläschen 54, 1006.
Riechgrübchen, primitives, 756. S. auch Geruchsorgan
Riechsäckchen 764.
Riesenzellen der *Placenta uterina* 338.
Rindenwindungen und -Furchen des Grosshirns 557, 563; Geschlechtsunterschiede 568. Ursachen der Windungen und Furchen 560.
Rindenwindungen und Furchen des Kleinhirns 437, 547.
Rippen 410.
Rosenmüller'sches Organ 986.
Rücken, letzte Ausbildung desselben 220.
Rückenfurche des Hühnchens 91, 107; des Kaninchens 238, 243, 273.
Rückenmark 584, 594; histologische Entwicklung desselben 587, 588, 591. Blutgefässe desselben 594.
Rückenmarkshäute 594.
Rückenmarksnerven 600.
Rückensaite des Hühnchens 84, 91, 118; des Kaninchens 271, 272, 282; spätere Stadien 401. S. auch Chorda.

Rückentafeln 215, 803.
Rückenwülste des Hühnchens 91, 107, 118; des Kaninchens 273.
Rumpf, letzte Ausbildung desselben beim Hühnchen, 202; beim Kaninchen 258.

S.

Sacculus hemiellipticus 717, 733.
» *rotundus* 717, 732.
Saccus endolymphaticus 738.
Saccus vestibuli primitivi 716.
Säugethierei 43.
Säugethierei nach der Furchung 221, 1010.
Samenbläschen 956, 986.
Samenkanälchen 960.
Samenleiter 956, 985.
Sammelröhren 951.
Sattellehne, primitive, 431.
Scalae labyrinthi 729, 732.
Schädel, Wirbeltheorie desselben 457.
Schädelbalken, mittlerer, von Rathke 302.
» , vorderer und hinterer, 433, 571.
Schädelbasis und Chorda 441.
Schädeldachfortsätze, vorderer, mittlerer, hinterer, 572.
Schädelentwicklung 426.
Schafhäutchen 186.
Schafwasser 321.
Schale und Schalenhaut des Hühnereies 62.
Scheide 957, 987, 992.
Scheidenfortsatz des Bauchfells 993.
Scheitelbein 453.
Scheitelhöcker des Hühnchens 202; des Kaninchens 252.
Scheitelkrümmung des Gehirns 510.
Schichten des Keims, s. Keimblätter.
Schichtungslinien des gelben Dotters 45.
Schilddrüse des Hühnchens 869; der Säuger 871; des Menschen 875.
Schleimbälge der Zunge 829.
Schleimblatt 13.
Schleimdrüsen der Mundhöhle 828
Schleimhautknochen 464, 474.
Schleimschicht 15.
Schlüsselbein 495.
Schlund und Schlundkopf, s. Pharynx.
Schlundbogen, s. Kiemenbogen.
Schlundplatte 145.
Schlundrinne 290.
Schlundspalten, s. Kiemenspalten.
Schlundspaltdrüsen 881.
Schlussnaht des Medullarrohres 503.
Schlussplatte der *Placenta uterina* 337.
Schlussplatte des Vorderhirns 513, 517, 551.
Schmelzhaut 818.
Schmelzkeim 822; secundäre Schmelzkeime 827.
Schmelzorgan 815, 818, 823.
Schnecke des Gehörlabyrinthes 724; Verbindung derselben mit dem Vorhof 732.
Schneckenkanal, embryonaler, 724, 732.
Schulterblatt 496.
Schwanzkappe 110.
Schwanzkrümmung des Hühnchens 202; des Kaninchens 253.
Schwanzscheide 186.
Schweissdrüsen 793.
Schwinden von Muskeln 809.
Scrotum 999.
Secundäre Haare 786.
Secundäre Hirnwindungen 560.
Secundäre Urnierenanlagen 944.
Secundäre Wirbel 403.
Secundinae 347.
Segmentalbläschen 942.
Sehhügel 512.
Sehhügeltheil des Zwischenhirns 524.
Sehnerv 610, 685.
Seitenkappe 190.
Seitenplatten des Hühnchens 118; des Kaninchens 279.
Seitenscheiden 186.
Seitenständige *Glomeruli* der Niere 951.
Semilunarklappen 913.
Sensible Spinalwurzeln 605, 606.
Sensorielles Blatt 23.
Septa placentae 336.
Septum cordis, primitives, des Hühnchens 122, 150; des Kaninchens 250; bleibende *Septa* 909, 913.
Septum narium 466.
Septum pellucidum 552.
Seröse Hülle des Hühnchens 189; des Kaninchens 261, 264.
Sexualapparat 955; s. auch Geschlechtsorgane.
Sexualdrüsen 957; s. auch Hoden und Eierstock.
Sichel, primitive, 513, 517, 573.
Siebbein 453.
Sinnesorgane 623.
Sinus coronarius cordis 931.
» *ethmoidales* 765.
» *frontales* 766.
» *maxillares* 440, 765.
» *rhomboidalis lumbalis* der Vögel 586.
» *sphenoidales* 440, 765.
» *terminalis* des Hühnchens 158; des Kaninchens 262, 265, 269.
Sinus urogenitalis 938, 991.
Situs inversus cordis 251.
Sitz der Placenta 342.
Skelett der Glieder 487.
Sklera 666, 673.
Smegma embryonum 771.

Spaltbildung im Epithel der Eisäckchen 969.
Spaltung der Kopfplatten 147, 290.
Spaltung der Seitenplatten 181.
Speicheldrüsen 827.
Speiseröhre 832.
Spermakern 1007.
Spheno-ethmoidaltheil des Schädels 431, 448, 457.
Spinalganglien 217, 605, 606.
Spiralkrümmung des Hühnchens 203; des Kaninchens 256.
Stammesgeschichte 4, 390.
Stammzone der Embryonalanlage des Hühnchens 110; des Kaninchens 240.
Steigbügel 477, 487.
Steissbeinwirbel 403, 405. 408.
Stellung von Arm und Bein 489.
Stenson'sche Gänge 764.
Stiel der Allantois 953.
Stiel der Augenblase 625.
Stirnbein 453, 455.
Stirnfortsatz 465.
Stomata der tieferen Epithelzellen des Amnion 223.
Streifenhügel 512, 517.
Stria alba Lancisi 557.
» *germinativa* 959
» *obtecta* 557.
» *vascularis* 730.
Structurlose Häute des Auges 665.
Sulcus calcarinus 560.
» *hippocampi* 560.
» *interventricularis cordis* 903.
» *Monroi* 524.
» *parieto-occipitalis* 560.
Sympathicus 614.

T.

Talgdrüsen 783, 795.
Tela chorioidea inferior 541; *superior* 512.
Telae chorioideae im Allgemeinen 578.
Tentorium cerebelli 538, 572.
Thränenbein 475.
Thränendrüse 689, 699.
Thränenfurche 700.
Thränenkanälchen 702.
Thränenkanal 700.
Thränennasenkanal 467.
Thränensack 701.
Thymus 875; des Menschen 879.
Tibia 500.
Tonsillen 828.
Torsionstheorie des Humerus 488.
Trachea 858, 860, 862.
Tractus olfactorius 767.
Tractus opticus 512, 526.
Transmutationslehre 4, 390.
Trichter der Urniere des Hühnchens 199, 201; des Kaninchens 288, 941.
Trichtertheil des Zwischenhirnes 524, 526.
Trigeminus 608, 610.
Trommelfell 751.
Trommelhöhle 205, 746.
Truncus arteriosus cordis, Theilung desselben 912.
Tuba Eustachii 205, 746, 750.
Tuba Fallopiae 957, 987.
Tubarschwangerschaft 348.
Tubenfalte 978.
Tuber cinereum 512, 526, 535.
Tunica adnata des Hodens 994.
» *adventitia* des Eies 42.
» *vaginalis propria* 994.
» *vasculosa lentis* 648.
» » *oculi* 674.

U.

Ulna 497.
Umgestaltungen der Hirnblasen im Allgemeinen 512.
Umhüllungen des Gehörlabyrinthes 721.
Umhüllungshaut Reichert 21.
Umhüllungsschicht der Harnkanälchen 948.
Umschliessung des Gehirns 427.
Umschliessung des Rückenmarkes 216.
Umwachsung der *Chorda dorsalis* 215.
Unbefruchtetes Ei 41.
Unterarmknochen 497.
Unterkiefer 473.
Unterkieferfortsatz des Kaninchens 257, 300.
Unterschenkelknochen 500.
Unterschiede zwischen primären und Deckknochen 455, 463.
Unterschied des embryonalen Gehirnes nach dem Geschlecht 568.
Untersuchungsmethoden von Kaninchenembryonen 229.
Urachus 193—202, 284—288, 367, 368, 938, 953.
Ureier 969.
Ureter 947.
Urethra 991.
Urformen der Embryonen 381.
Urnieren des Hühnchens 193, 198; des Kaninchens 287; weitere Entwicklung 938; Dysmetamerie derselben 940; secundäre Urnierenanlagen 944.
Urnierenbläschen 942.
Urnierenelemente 943.
Urnierengang des Hühnchens 120, 154, 198; des Kaninchens 279. Entstehung und Ausbildung desselben 939.
Urnierengang in der Wand des ausgebildeten menschlichen Uterus 987, 992.
Urnierenkanälchen, Entstehung 943; ihre Schleifen 944.

Urnierenstränge 942; Entstehung der Malpighi'schen Körperchen aus denselben 943.
Urnierentrichter des Hühnchens 199, 201; der Eidechse und des Kaninchens 941.
Urnierenwulst 944.
Ursachen der Kopf-, Schwanz- und Spiralkrümmung der Embryonen 256.
Ursachen der Hirnkrümmungen 511.
Ursachen der Hirnwindungen und -Furchen 560.
Ursprung der verschiedenen Gewebe 389.
Urwirbel des Hühnchens 84, 109, 110, 114, 213; des Kaninchens 240, 279.
Urwirbel des Kopfes 458.
Urwirbel, eigentlicher, des Hühnchens 156; des Kaninchens 282.
Urwirbel, Verhältniss zu den knorpeligen Wirbeln 403.
Urwirbelhöhle 213.
Urwirbelplatte 118, des Kopfes des Hähnchens 122; des Kaninchens 290, 427.
Urzeugung 4.
Uterus 957, 987, 992.
Uterus masculinus 956, 982.
Utriculus 733.

V.

Vacuolen im weissen Dotter 86.
Vagina 957, 987, 992.
Vagus 608, 613.
Valvula Eustachii 913.
» *foraminis ovalis* 913.
Valvulae semilunares 913.
» *venosae* 910.
Variiren von thierischen und pflanzlichen Gestalten 6.
Vas deferens 985.
Vasa aberrantia des Hodens 956, 984.
Vasa centralia des Sehnerven 629.
Vasa umbilicalia 193.
Vegetatives Keimblatt 14.
Velum medullare posterius 542, 545.
» » *superius* 538.
Venae anonymae 931.
Vena azygos 923, 931.
Vena cava inferior 932.
Venae cavae superiores 931.
Venae hepaticae advehentes und *revehentes* 922.
Venae jugulares und *cardinales* 922, 928.
Venae omphalo-mesentericae 115, 158; 246, 297; 921, 923.
Vena portae 922.
Venae subclaviae 929.
Vena terminalis 158, 262, 265, 269.
Venae umbilicales 193, 280, 297, 921, 926.
Venae vitellinae anteriores, laterales und *posterior* 160.
Venenende des Herzens 144.
Venensystem 920.
Veränderungen der Muskelinsertionen 808.
Verbindungshaut, untere und obere, des Hühnchens 144, 215; des Kaninchens 258.
Verbindungsplatte der Hemisphären 513, 517, 551.
Vererbung 391.
Vergleichung beider Geschlechter 1000.
Vergleichung des Geruchsorganes mit Auge und Ohr 767.
Verknöcherung des Gehörlabyrinthes 738.
Verknöcherung des Schädels 449.
Verknöcherung der Wirbelsäule 406.
Verknorpelung des Schädels 434.
Verknorpelung der Wirbelsäule 403; Zeit derselben 404.
Vernix caseosa 771.
Verschluss des Hirnrohrs der Vögel und Säuger 502, 507.
Verschmelzung der Müller'schen Gänge 982.
Vesicula blastodermica des Kaninchens 222.
Vesicula germinativa 44.
Vesicula prostatica 982.
Vesicula seminalis 956, 986.
Vesicula umbilicalis 325, s. auch Dottersack.
Vestibulum vaginae 992.
Vierhügel 512.
Viscerale Leibeshöhle 119.
Visceralbogen, s. Kiemenbogen.
Visceralplatten des Hühnchens 219; des Kaninchens 258.
Visceralskelett des Kopfes 465.
Visceralspalten, s. Kiemenspalten.
Vorderarmknochen 497.
Vorderdarm des Hühnchens 121, 143; des Kaninchens 248.
Vordere Augenkammer 672.
Vorderhirn 115, 142, 302; primitives 505; secundäres 506, 512.
Vorderstrang des Rückenmarkes 593.
Vorhof des Gehörorgans 717.
Vorhof des Herzens 144; Vorhöfe 913.
Vorhofsblindsack des Gehörorgans 734.
Vorhofsraum 735.
Vorhofssäckchen, primitives, 716.
Vorniere 955, 1018.

W.

Wachsthum von Zellencomplexen als Grund morphologischer Vorgänge 386.
Wachsthum des Schädels als Ganzes 479.
Wachsthumsintensitäten, verschiedene, der Gehirnoberfläche 562.
Wangenbein 475.
Warze der weiblichen Brust 801.

Warzen am *Canalis reuniens*, *Sacculus* u. s. w. 735, 738.
Weisser Dotter 45, 46.
Wharton'sche Sulze 345.
Wimperblasen der Thymus der Katze 881.
Windungen und Furchen des Grosshirns, primitive und secundäre, 559, 563.
Windungen und Furchen des Kleinhirns 542.
Windungen des Dünndarms 840.
Wirbelbogen 215, 402.
Wirbelkörpersäule 403.
Wirbelsaite, s. *Chorda dorsalis*.
Wirbelsäule 401; knorpelige 403. Verknöcherung derselben 406.
Wirbeltheorie des Schädels 457.
Wolff'scher Gang und Körper, s. Urnieren und Urnierengang.
Wollhaare 779, 785.
Wurzelscheiden des Haares 782.

Z.

Zähne 815.
Zahl der Wirbelabschnitte des Schädels 460.
Zahnfleisch des Fötus und Neugebornen 821.
Zahnkeim 816.
Zahnsäckchen 815, 825.
Zehen 491, 501.
Zellen im Glaskörper 645, 666.
Zellige Scheide der Harnkanäle 948.
Zellkörper 53, 58.
Zirbel 520, 531.
Zona pellucida 43, 263, 364; ihre Entstehung 969; ihr Schwinden beim Kaninchen 263.
Zonula Zinnii 663.
Zoogonie 4.
Zottenepithel der *Placenta foetalis* 333.
Zottenhaut, primitive, 261.
Zunge 814.
Zungenbeinhörner, grosse, 479; kleine, 477.
Zungenbeinkörper 479.
Zungenpapillen 815, 824.
Zusätze und Berichtigungen 1004.
Zusammengesetzte Eier 48.
Zusammenschmelzen der unteren Enden der Nebennieren 954.
Zusammensetzung des Nabelstranges 314.
Zwerchfellsband der Urniere 959.
Zwillingsschwangerschaft 348.
Zwischenflüssigkeit im gelben Dotter 49, 50.
Zwischenformen totaler und partieller Furchung 82.
Zwischenhirn 506, 512; menschlicher Embryonen 534.
Zwischenkiefer 467, 475.
Zwischenscheiben der Gelenkstellen 493.
Zwischenwirbelbänder und Chorda 408.
Zwischenwirbelbänder der Schädelbasis 459.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.